ARCHIVES

DE

ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE

ET GÉNÉRALE

ARCHIVES

DE

ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE

ET GÉNÉRALE

HISTOIRE NATURELLE — MORPHOLOGIE — HISTOLOGIE
ÉVOLUTION DES ANIMAUX

FONDÉES PAR

HENRI de LACAZE-DUTHIERS

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

G. PRUVOT
PROFESSEUR A LA SORBONNE
DIRECTEUR DU LABORATOIRE ARAGO

ET

E.-G. RACOVITZA
DOCTEUR ÈS SCIENCES
SOUS-DIRECTEUR DU LABORATOIRE ARAGO

TOME 52

PARIS
LIBRAIRIE ALBERT SCHULZ
3, PLACE DE LA SORBONNE, 3

Tous droits réservés

1913

10925

TABLE DES MATIÈRES

du tome cinquante-deuxième

(650 pages, XX planches, 173 figures)

Notes et Revue

(2 numéros, 42 pages, 25 figures)

Numéro 1

(Paru le 30 Mai 1913. — Prix 2 fr.)

I. — D. Keilin. — Sur diverses glandes des larves de Diptères. Glandes mandibulaires, hypodermiques, et péristigmatiques (Note préliminaire) *(avec 4 fig.)*..... p. 1

II. — O. Duboscq et C. Lebailly. — Sur les Spirochètes des Poissons (Deuxième note) *(avec 7 fig.)*. p. 9

Numéro 2

(Paru le 20 Août 1913. — Prix : 2 fr. 50.)

III. — Trégouboff. — Sur un Chytridiopside nouveau, *Chytridioides schizophylli* n. g., n. sp., parasite de l'intestin de *Schizophyllum mediterraneum* Latzel *(avec 2 fig.)*..... p. 25

IV. — A. Popovici-Baznosanu. — Etude biologique sur l'Acarien *Trichotarsus osmiae* Duf. *(avec 12 fig.)*..... p. 32

Table spéciale des Notes et Revue du Tome 52..... p. 42

Liste des Mémoires parus dans les Tomes 31 à 50 des Archives, avec leur prix de vente.

Fascicule 1

(Paru le 15 Mai 1913. — Prix : 2 fr.)

F. Guitel. — L'appareil fixateur de l'œuf du *Kurtus gulliveri* *(avec 3 fig. dans le texte et pl. I)*..... p. 1

Fascicule 2

(Paru le 30 Juin 1912. — Prix : 46 fr.)

C. Champy. — Recherches sur la spermatogénèse des Batraciens et les éléments accessoires du testicule *(avec 114 fig. dans le texte et pl. II à XIII)*..... p. 13

Fascicule 3

(Paru le 5 Juillet 1913. — Prix : 4 fr.)

L. Fage. — Recherches sur la biologie de la Sardine *(Clupea pilchardus Walb.)*. I. — Premières remarques sur la croissance et l'âge des individus, principalement dans la Méditerranée *(avec 22 fig. dans le texte)* ..... p. 305

Fascicule 4

(Paru le 15 Août 1913. — Prix : 3 fr. 50.)

Ch. Pérez. — *Dermocystidium pusula*, parasite de la peau des Tritons *(avec 7 fig. dans le texte et pl. XIV.)* ..... p. 343

Fascicule 5

(Paru le 20 Septembre 1913. — Prix : 2 fr.)

E. Simon. — Araneae et Opiliones (4e série) **Biospeologica XXX** *(avec 5 fig. dans le texte)* ..... p. 359

Fascicule 6

(Paru le 25 Septembre 1913. — Prix : 12 fr. 50)

H. W. Brölemann. — Glomérides (Myriapodes) (1e série) **Biospeologica XXXI** *(avec 1 fig. dans le texte et pl. XV à XIX.)*, ... p. 387

Fascicule 7

(Paru le 1er Octobre 1913. — Prix ; 3 fr. 50)

F. Guitel. — Recherches sur l'anatomie des reins du *Cottus gobio* *(avec 2 fig. dans le texte et pl. XX.)* ..... p. 447

Fascicule 8

(Paru le 10 novembre 1913. — Prix : 7 fr.)

R. Chevrels. — Essai sur la morphologie et la physiologie du muscle latéral chez les Poissons osseux *(avec 19 fig. dans le texte.)* ..... p. 473

Fontenay-aux-Roses. — Imp. L. Bellenand. — 22.551

ARCHIVES

DE

ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE

FONDÉES PAR

H. DE LACAZE-DUTHIERS

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

G. PRUVOT
Professeur à la Sorbonne
Directeur du Laboratoire Arago

ET

E. G. RACOVITZA
Docteur ès sciences
Sous-Directeur du Laboratoire Arago

Tome 52. NOTES ET REVUE Numéro 1.

I

SUR DIVERSES GLANDES DES LARVES DE DIPTÈRES

GLANDES MANDIBULAIRES, HYPODERMIQUES et PÉRISTIGMATIQUES

(NOTE PRÉLIMINAIRE)

PAR

D. KEILIN.

Reçu le 8 Avril 1913.

On a encore très peu de renseignements sur les glandes des larves de Diptères, car si l'on trouve quelques vagues indications dans les travaux consacrés à l'étude d'une larve déterminée, — presque toujours ces indications se rapportent uniquement à la glande salivaire. D'ailleurs, même à ce point de vue, il n'a été étudié qu'un très petit nombre de larves, — tout travail d'ensemble fait complètement défaut (1). Dans la présente

(1) On peut évidemment citer le travail de M. VALLÉ sur les glandes de Diptères. (Recherches sur les glandes des Diptères. Thèse 1900.) dont la première partie est réservée à l'étude des glandes chez les larves ; mais ce travail révèle une parfaite ignorance des Diptères en général et des larves en particulier ; il ne renferme aucun fait intéressant, de sorte que la question, après cette publication, est exactement où elle était avant ; peut-être même a-t-elle reculé, car le travail fourmille d'observations inexactes et d'idées phylogéniques bizarres. Dans l'intérêt même de l'étude de cette question, il importe de laisser ce travail dans l'oubli.

note je signalerai d'une part quelques faits nouveaux relatifs aux glandes anciennement connues, d'autre part des glandes non encore décrites chez les larves de Diptères.

Glandes mandibulaires chez la larve d'un Mycétophilide

En triant des larves de Diptères dans du bois pourri provenant de la forêt de Sénart, j'ai trouvé plusieurs larves d'un Diptère qui, après élevage, m'ont donné un Mycétophilide du genre *Sciara*. En regardant ces larves (semblables à toutes les autres larves de Mycétophilides) par leur face dorsale, j'ai remarqué une paire de longues glandes occupant presque la moitié de la largeur de la larve. Ces glandes rappellent un peu la glande salivaire, mais, au lieu de se réunir en un canal commun et de déboucher à la base de la lèvre inférieure, elles courent séparément le long de la face dorsale de la larve, entrent dans la tête, puis chacune d'elles débouche dans la paroi dorsale de la bouche, à la base de chaque mandibule. L'examen *in vivo* de la larve par sa face ventrale m'a montré qu'elle présentait une glande salivaire normale, en tous points comparable à celles de toutes les autres larves de Mycétophilides. L'étude des coupes m'a conduit aux mêmes résultats que l'observation *in vivo* (fig. 1 : Gm et cg). Outre sa position, ses dimensions et l'absence du canal excréteur commun, la glande mandibulaire diffère encore de la glande salivaire par beaucoup d'autres caractères. C'est ainsi qu'elle ne présente pas les deux parties nettement différenciées de la glande salivaire ; les cellules sont plus petites et les noyaux moins chromatiques.

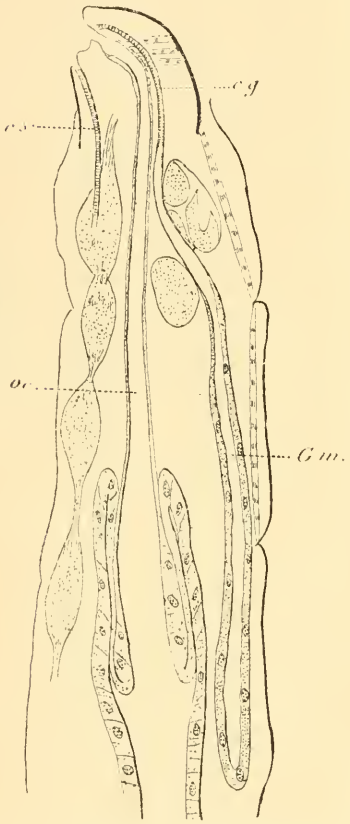


Fig. 1. Coupe longitudinale médiane de la larve de *Sciara* sp. × 65 ; *cg*. canal excréteur de la glande mandibulaire ; *cs*. canal excréteur de la glande salivaire ; *Gm*. glande mandibulaire ; *oe*, œsophage.

Cette glande n'a jamais été observée chez les larves de Diptères qu'on a étudiées jusqu'à présent. La présence chez une larve de Mycétophilide est donc un fait nouveau, et d'autant plus intéressant que cette glande existe chez les larves d'autres insectes, tels que Coléoptères ou Lépidoptères. Or, les Mycétophilides sont considérés comme des Diptères inférieurs, ayant la larve la moins spécialisée.

Glandes hypodermiques des larves de Tipulides

Examinant les larves vivantes de *Gnophomyia tripudians* Bergt. (1), j'ai remarqué qu'elles présentent dans chaque segment thoracique ou abdominal de leur corps deux glandes dépendant de l'hypoderme, dont une se trouve sur la ligne médio-dorsale, l'autre sur la ligne médio-ventrale.

La larve présente donc 22 glandes hypodermiques : 11 ventrales et 11 dorsales (A. fig. 2). Chacune de ces glandes est en forme de sac un peu allongé suivant l'axe du corps ; elle est composée d'une seule couche de cellules et débouche à l'extérieur par un petit canal à paroi fortement chitinisée qui traverse l'hypoderme et la cuticule de la peau. (B. fig. 2 et A. fig. 3.) Toutes ces glandes ne sont pas de même dimension ; la première glande ventrale (qui se trouve sur le prothorax), beaucoup plus longue que les autres, présente un canal plus large et plus chitinisé (Gv. B.

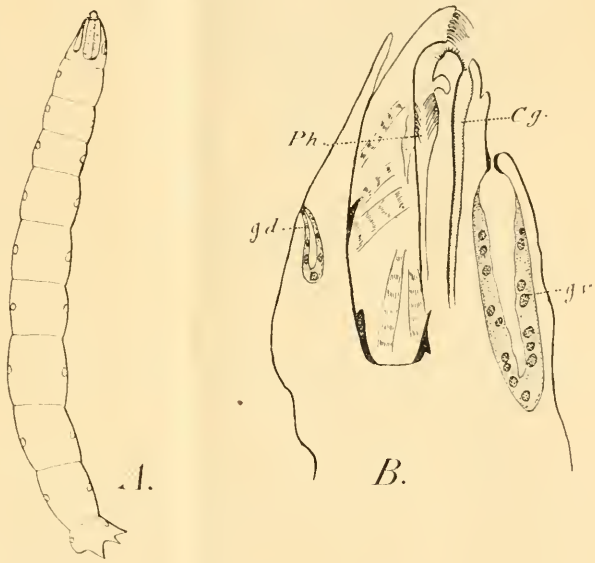


Fig. 2. *A.* schéma d'une larve de *Gnophomyia tripudians* vue de profil ; montre la disposition des glandes hypodermiques × 10.
B. coupe longitudinale médiane de la tête et du premier segment thoracique de la même larve : *gv.* glande ventrale du 1er segment thoracique. *gd.* glande dorsale du même segment ; *cs.* canal excréteur de la glande salivaire, *ph*, pharynx. × 86.

(1) Je dois ces larves à mon ami W. Gamkrelidze qui a signalé dans le n° 507 de F. de J. Nat. 1913, p. 55-56 leur présence et celles d'autres larves qui les accompagnent sous l'écorce des troncs de peupliers abattus à Chaville.

fig. 2) ; les glandes successives sont de plus en plus sphériques à mesure qu'on s'approche de l'extrémité postérieure de la larve.

Les produits de sécrétion enduisent la peau de la larve qui, étant très pubescente, prend un aspect chatoyant très particulier. Cette irisation devient très frappante quand on regarde la larve à sec.

Le cas de *Gnophomyia* n'est pas isolé sous ce rapport ; en effet les larves d'*Epiphragma ocellaris* L., que j'ai trouvées dans des vieux troncs d'arbres abattus, généralement un peu desséchés, présentent, elles aussi, des glandes métamériques et pluricellulaires de la peau, en même nombre

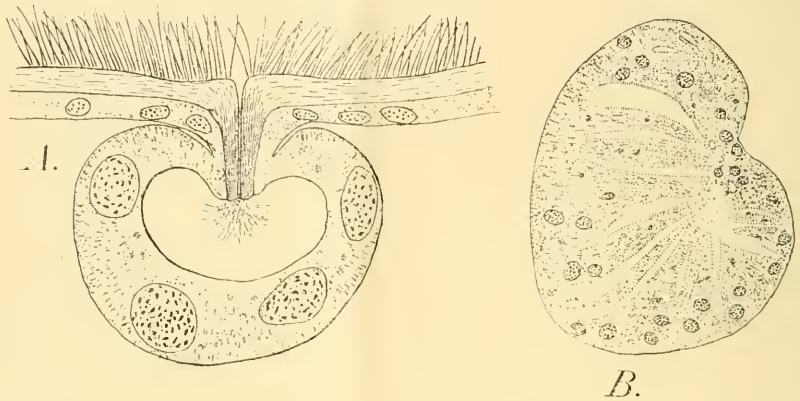


FIG. 3. *A*. Coupe transversale de la glande hypodermique pluricellulaire en sac de la larve de *Gnophomyia tripudians* Bergoth. × 867.
B. coupe transversale de la glande hypodermique pluricellulaire à canaux intraprotoplasmique de la larve de *Mongoma bromeliadicola*. × 294

et ayant la même disposition que celles de larves de *Gnophomyia*. La sécrétion de ces glandes donne aussi à la larve d'*Epiphragma* l'aspect chatoyant qui permet de distinguer cette larve des autres larves de Tipulides s. str. vivant dans les mêmes conditions. Mais la constitution de ces glandes diffère beaucoup de celles de *Gnophomyia*. En effet, les cellules de la glande, au lieu de former un sac, sont ramassées, agglomérées de manière à ne plus délimiter une cavité ; leurs sommets respectifs convergent vers un même point. Ces cellules sont allongées et présentent un canal intraprotoplasmique qui se ramifie vers la base de la cellule. Tous les canaux intracellulaires se réunissent au point de convergence de cellules, à la base d'un canal chitineux commun qui, comme chez les *Gnophomyia*, traverse l'hypoderme et la cuticule de la peau et s'ouvre à l'extérieur.

Chez les larves d'autres Limnobiides, comme *Limnophila ferruginea* Mg., *nemoralis* Mg., *Molophilus bifilatus* Verrall et enfin *Mongoma*

bromeliadicola Alexander, j'ai trouvé des glandes en tous points analogues à celles d'*Epiphragma*.

De ces glandes métamériques et pluricellulaires, il faut rapprocher les glandes hypodermiques monocellulaires décrites par MIALL chez la larve de *Dicranota modesta* Mg. MIALL a trouvé en effet, dans l'hypoderme de cette larve, des cellules disséminées sur toute la surface du corps de la larve, cellules beaucoup plus grandes que celles de l'hypoderme ordinaires, ayant dans leur protoplasme quelques canaux qui se réunissent vers le sommet de la cellule en un canal commun qui traverse la peau de la larve et s'ouvre à l'extérieur. J'ai pu revoir cette glande monocellulaire chez les larves d'*Ula macroptera* Mg. (A. fig. 4) et chez plusieurs autres larves de

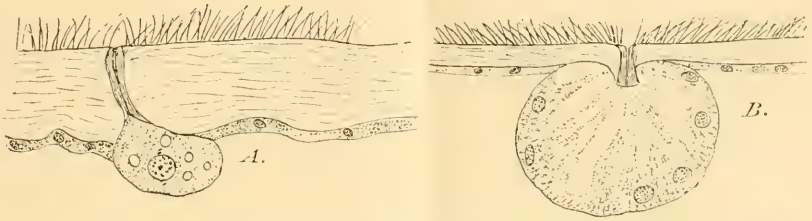


FIG. 4. *A.* coupe transversale d'une glande hypodermique monocellulaire de la larve d'*Ula macroptera* Meig. × 867
B. Coupe transversale d'une glande hypodermique pluricellulaire à canaux intraprotoplasmiques de la larve d'*Epiphragma ocellaris*. × 213.

Tipulides dont je n'ai pu obtenir l'éclosion. Les larves qui possèdent ces glandes présentent aussi ces effets optiques que j'ai signalés plus haut.

Nous avons donc chez les larves de Tipulides trois formes de glandes hypodermiques :

1° Glandes monocellulaires disséminées, à canal intracellulaire ;

2° Glandes métamériques pluricellulaires :

a) Sans cavité glandulaire commune, mais avec les canaux intracellulaires ;

b) Avec cavité commune en forme de sac, mais sans canaux intracellulaires.

Toutes ces glandes se résorbent pendant la nymphose et chez l'imago elles font complètement défaut.

Il me semble que les glandes hypodermiques des larves de *Phalacrocera replicata* LIN. décrites par BENGTSSON (1) (1899) doivent être rangées

(1) Les larves de *Phalacrocera replicata* présentent, d'après BENGTSSON, des glandes hypodermiques dans chaque segment de leur corps, sauf le segment prothoracique et le dernier segment abdominal. Le segment mésothoracique présente une paire dorsale de ces glandes, de même que le segment métathoracique. Chaque segment abdominal, sauf le dernier, présente deux paires de ces glandes, une paire dorsale et une paire latérale. Chaque glande est formée d'une grande cellule avec un gros noyau sphérique et central et deux petits noyaux périphériques qui prennent part, d'après BENGTSSON, à la formation d'un canal excréteur très court. Ces glandes ont été confondues par MIALL et SHELFORD (1897) avec des œnocytes.

dans la même catégorie. Il est fort possible que les deux tubes glandulaires intracardiaques décrits par MIALL et SHELFORD (1897) et par BENGTSSON (1899) chez la même larve de *Phalacrocera* doivent eux aussi être rapprochés des glandes précédentes; par contre, il est tout à fait inutile de chercher leur homologue chez les animaux différents appartenant aux autres classes.

GLANDES PÉRISTIGMATIQUES

Ces glandes ont été observées pour la première fois par BATELLI (1879). Cet auteur a vu, en effet, au voisinage des tubercules stigmatiques postérieurs de la larve d'Eristale, des cellules très grandes, allongées, présentant un canal contourné dans leur protoplasme, et il les a considérées comme analogue des cellules glandulaires. Pour VIALLANES (1885) ces cellules seraient plutôt des organes élastiques particuliers. Mais leur fonction glandulaire a été démontrée par GAZAGNAIRE (1886) et surtout par BRUNO WAHL (1900). D'après ce dernier auteur, ces cellules glandulaires, enduisant d'une substance graisseuse les tubercules stigmatiques et les poils qui les entourent, empêchent l'eau de mouiller les stigmates et permettent en même temps à l'animal de se tenir suspendu par l'extrémité postérieure en formant un ménisque concave. PANTEL (1901), d'une manière indépendante, a trouvé les mêmes organes glandulaires chez les larves de muscides entomophages et il leur a attribué la même signification que BRUNO WALH. De mon côté, j'ai trouvé ces glandes chez les larves des Mycétophilides, Psychodides, Ptychoptérides, Rhyphides, *Trichocera* (1912) et toutes les larves de Diptères cyclorhaphes que j'ai eu l'occasion d'observer : ces glandes ne sont pas seulement localisées au voisinage de stigmates postérieurs, mais existent à côté de chaque paire de stigmate de la larve. Il est donc à penser que ces glandes (que j'appelle péristigmatiques) existent chez toutes les larves de Diptères au voisinage de chaque tubercule stigmatique. Sans entrer dans les détails de la structure de ces glandes (que je réserve pour un travail spécial), je veux ajouter seulement que la forme de ces glandes et le nombre de cellules qui les composent varient d'une espèce à une autre, de même que la forme du canal intraprotoplasmique ; ce dernier peut être continu et alors droit ou enroulé, ou discontinu, marqué seulement par les chapelets de boules de sécrétion.

***

Nous avons donc chez les larves de Diptères quatre organes glandulaires à sécrétion externe : 1° glandes salivaires ; 2° glandes mandibulaires; 3° glandes hypodermiques ; 4° glandes péristigmatiques. La présence des *glandes salivaires* est générale chez toutes les larves de Diptères. Leur forme et leur constitution varie d'une espèce à une autre, mais partout ce sont des glandes paires constituées par une seule couche épithéliale; seules les Syrphines, comme j'ai pu le montrer tout récemment (**1913**), font exception, leurs tubes glandulaires étant doublés d'une tunique fibrillaire spéciale.

Les *glandes mandibulaires* n'avaient jamais été décrites chez les larves de Diptères, leur présence chez *Sciara* est encore un fait unique. Peu de larves de Diptères possèdent des glandes *hypodermiques ;* je signale seulement leur présence chez les larves de quelques Tipulides, encore n'ont-elles été vues par Bengtsson que chez la larve de *Phalacrocera replicata* et par Holmgren (**1907**) que chez les larves d'un Mycétophilide aberrant, *Mycetophila ancyliformis*. A mon sens, ces glandes jouent deux rôles importants : 1° elles préservent la larve du desséchement grâce, à l'enduit graisseux qu'elles sécrètent et qui s'oppose à l'évaporation, c'est le cas d'*Epiphragma ocellaris* et d'autres Tipulides qu'on trouve dans le bois mort très sec ; 2° elles préservent la larve contre l'asphyxie par submersion ; c'est le cas pour *Limmophila* et d'autres Limmobiides qu'on trouve dans la vase. Les glandes *péristigmatiques* ont une répartition aussi générale que les stigmates; elles rappellent par leur constitution les glandes hypodermiques à canal intracellulaire, leur rôle est d'empêcher les stigmates d'être mouillés et de permettre à la larve de surnager dans l'eau, étant soutenue par les stigmates postérieurs.

Travail du Laboratoire d'Évolution des Êtres organisés

BIBLIOGRAPHIE :

1878. Batelli. On the Anatomy of the larva of *Eristalis tenax*. (*Soc. Tosc. di Scienze Natur. Proc. verb.* nov. 10. 1878.)

1897. Bengtsson. Studier öfver Insektlarva I Till. Könnedomen om larven oi *Phalacrocera replicata L.* (*Lunds Universitets Arsskrift* Bd. XXXIII.)

1899. — Ueber sogen. Herzkörper bei Insectenlarven. Zugleich ein Beitrag zur Kenntniss der Blutgewebe. (*Bihang Till. K. Swenska vet. Akad. Handlingar Band* 25 Afd. IV N° 3.)

1913. Gamkrelidze (W.). Sur la faune des peupliers. *Gnophomyia tripudians* Berg.

et *Miastor metraolas* nouveaux pour la France. (*F. des Jeun. Nat.* N° 507.)

1886. Gazagnaire. Des glandes chez les Insectes. — Sur le prétendu «nouveau type de tissu élastique ». (*C. R. Acad. Sc.*, p. 1501.)

1907. Holmgren Nils. Monographische Bearbeitung einer schalentragenden Mycetophilidlarven. (*Mycetophila ancyliformis* n. sp.) (*Zeitschr. für wiss. Zool.* Bd. 88. Hf. I. p. 1-77.)

1911. Keilin (D.). Recherches sur la morphologie larvaire des Diptères du genre *Phora*. (*Bull. scient. de la France et Belgique*. T. XLV, 7e série. Vol. III, p. 27-88. 1911.)

1912. — Recherches sur les Diptères du genre *Trichocera*. (*Bull. Sc. de la France et Belgique*, 7e série, T. XLVI, fasc. 2, p. 172-190. 1912.)

1913. — Sur une formation fibrillaire intracellulaire dans la tunique de la glande salivaire chez les larves de *Syrphinæ*. (*Compt. Rend. Acad. Sc. Paris*. T. CVI. N° 11, p. 908-910. 1913.)

1893. Miall (S. C.). *Dicranota; a carnivorans Tipulid larva* with 4 pls. (*Trans. Entom. Soc. London*, p. 235-283.)

1897. Miall (L. C.) and Shelford. The structure and Life history of *Phalacrocera replicata*. (*Trans. Entom. Soc. London*. 1897. Part. 14, p. 351.)

1901. Pantel (J.). Sur quelques détails de l'appareil respiratoire et de ses annexes dans les larves de Muscidées. (*Bull. Soc. Entom. Fr.* N° 4, p. 576.)

1884. Viallanes (H.). Note sur un nouveau type de tissu élastique. (*C. R. Ac. de Sc.* 1884.)

1885. — Sur un nouveau type de tissu élastique observé chez la larve de l'*Eristalis* (*Ann. Sc. Nat.* T. XVII.)

1899. Wahl Bruno. Ueber das Tracheensystem und die Imaginalscheiben der Larven von *Eristalis tenax*. L. mit 5 Taf. (*Arb. Zool. Instit. Wien*. T. XII. 1. Heft. p. 45.

II

SUR LES SPIROCHÈTES DES POISSONS

(DEUXIÈME NOTE)

PAR

O. DUBOSCQ ET C. LEBAILLY

Reçu le 19 Mars 1913.

Dans une première note (**1912** *a*) et dans un travail sur les Spirochètes des Poissons de mer (**1912** *b*), nous avons montré que les Tréponèmes du rectum pénètrent dans les cellules épithéliales, dans les espaces lymphatiques et parfois dans les vaisseaux sanguins. Une question intéressante se pose donc qui est celle-ci : existe-t-il chez les Poissons des Spirochètes sanguicoles vraiment distinctes des Spirochètes intestinales ? Pour y répondre définitivement de nombreuses recherches seront nécessaires. Nous ne pouvons apporter ici que quelques faits nouveaux qui n'ont rien de décisif.

Spirochètes du tube digestif des Poissons

Nous avions trouvé des Spirochètes dans le tube digestif des Poissons suivants :

Gadus luscus L. Luc. Roscoff.
Gadus capelanus Risso. Cette.
Gadus morhua L. Luc.
Merlangus pollachius L. Luc. Cette. Banyuls.
Merlucius merlucius L. Luc.
Scomber scombrus L. Luc.
Trachurus trachurus L. Luc.
Zeus faber L. Luc.
Cottus bubalis Euphras. Luc. Roscoff.
Boops boops L. Cette. Cavalière.
Hippocampus antiquorum Leach. Cette. Luc.
Hippocampus guttulatus Cuv. Cette.
Blennius pavo Risso. Cette.

Blennius pholis L. Luc. Roscoff.

Nous devons maintenant ajouter à cette première liste :

Onos mustela L. Luc.
Onos tricirratus Brunn. Roscoff.
Lepadogaster microcephalus Brook. Roscoff.
Lepadogaster bimaculatus Donov. Luc.
Lepadogaster gouani Lacép. Roscoff.
Syngnathus acus L. Roscoff. Luc.
Siphonostoma typhle L. Roscoff.
Blennius gattorugine Lacép. Luc. Roscoff.
Gobius paganellus L. Roscoff.
Trigla lucerna L. Luc.
Gasterosteus spinachia L. Roscoff.

On remarquera que cette deuxième liste, contrairement à la première, ne contient guère que des Poissons de fond. Mais cela ne modifie pas l'essentiel de nos premières conclusions, puisqu'il s'agit de Poissons indemnes pour la plupart de Trypanosomes et d'Hémogrégarines. Les Pleuronectides et les Callionymus, qui en sont si souvent infestés, se montrent toujours dépourvus de Spirochètes. On en pourrait conclure, ce qui n'est pas notre avis, que la vie sur le fond ne favorise en rien la propagation des Spirochètes. N'est-il pas remarquable, en effet, de constater dans le groupe des Zeorhombi, l'absence de Spirochètes chez les Rhombiformes benthiques et leur présence chez les Zéidés nectiques ?

De nos examens, portant déjà sur beaucoup d'espèces de Poissons, il se dégage que les Spirochètes du tube digestif sont des parasites propres à certains groupes. On les trouve particulièrement chez les Scombriformes (*Scomber*, *Trachurus*) sur lesquels nous n'apportons pas d'observations nouvelles, chez les Gadiformes (*Gadus*, *Merlangus*, *Onos*, *Merlucius*), chez les Blenniiformes (*Blennius*, *Lepadogaster*) et chez les Lophobranches (*Syngnathus*, *Siphonostoma*, *Hippocampus*).

Tréponèmes des gadiformes

Les Gadiformes sont avec les Blenniiformes le matériel de choix pour l'étude des Spirochètes des Poissons. Les deux espèces de Motelles communes sur nos côtes, *Onos mustela* L., *Onos tricirratus* Br.,contiennent des Tréponèmes abondants dans le rectum et rares dans le pharynx et l'estomac.

Chez *Onos mustela* L., les Tréponèmes se montrent sous deux formes : une forme à larges tours de spire, et une forme à spires serrées. La forme à larges tours de spire correspond au type *Treponema gadi*. Le plus sou-

FIG. 1. Muqueuse rectale de *Onos tricirratus* BRUNN, envahie par *Treponema gadi* NEUMANN. *n*, nématode intraépithélial ; *l*, espace lymphatique ; *v*, vaisseau sanguin. — Méthode de Cajal-Levaditi. × 700.

vent une des extrémités s'effile progressivement et apparaît moins colorable, tandis que l'autre s'atténue brusquement.

Cependant les sinuosités sont un peu plus courtes et l'épaisseur moindre (0 μ 15). On ne rencontre jamais de Tréponèmes dépassant 15 μ, et les

plus grands individus de cette forme n'ont que quatre tours de spire. Il existe des sortes de Tréponèmes à deux tours de spire, avec deux grosses inclusions colorables et qui paraissent spéciales (stade particulier ou autre organisme ?) et en outre des formes vibrioniennes.

La forme à spires serrées est assez fréquente. Ses tours de spire sont deux fois plus nombreux. Elle paraît plus rigide et pourrait correspondre à une autre espèce.

Chez *Onos tricirratus* Brunn, nous retrouvons les mêmes Tréponèmes et les deux formes, l'une à tours lâches, l'autre à tours serrés, celle-ci montrant alors six à huit tours de spire.

Chez les deux Motelles, les Tréponèmes sont absolument répartis comme chez la Gode et le Capelan, et l'on peut distinguer des Tréponèmes libres dans la lumière intestinale, d'autres fixés sur le plateau des cellules épithéliales, d'autres enfin intracellulaires. Le rectum des *Onos*, a d'ailleurs la même structure que celui des vrais *Gadus* et une étude comparative montrerait sans doute que ces Poissons à barbillons sont plus voisins des Godes et des Capelans que ne le sont les Merlans rangés dans les Gadus par la plupart des auteurs actuels. Comme les Tréponèmes des Gades, ceux des Motelles pénètrent surtout au niveau des vieilles cellules ou des cellules altérées. Or, les altérations sont nombreuses dans le rectum des *Onos* et en particulier d'*Onos tricirratus* toujours farci de parasites. On y rencontre des Coccidies (*Goussia* et *Cristallospora*) et plusieurs Vers dont l'un, qui semble être un Nématode, (nous ne l'ayons vu que sur des coupes imprégnées à l'argent), détermine des remaniements de l'épithélium. Autour du Ver les cellules allongées et devenues fibreuses s'orientent pour l'enkyster. Les cellules du voisinage se disloquent, et leurs dislocations amènent la formation de lacunes intraépithéliales qui se prolongent en fentes jusqu'à la lumière intestinale. Par ces fentes, ainsi que par les cellules dégénérées, les Spirochètes pénètrent en masse, et s'enfoncent en rangs serrés dans la profondeur du tissu, longeant les bords des lacunes pour arriver enfin dans les espaces lymphatiques où on les trouve nombreux contre les parois (*l.* fig. 1). D'une façon générale, on ne rencontre aucun Tréponème dans les vaisseaux sanguins (*v.* fig. 1), alors même que les lacunes lymphatiques voisines en sont remplies. Les Spirochètes peuvent aussi pénétrer dans la profondeur par la cavité intraépithéliale occupée par le parasite.

On voit, çà et là, des Tréponèmes contigus à la cuticule du Ver et

semblant ramper sur son tégument; mais c'est un fait rare. Les Tréponèmes traversent surtout les cellules épithéliales désorientées au niveau du kyste. A l'appui de cette remarque, notons que les Coccidies, qui déterminent l'hypertrophie de la cellule, hôte sans léser les cellules voisines, ne favorisent en rien la pénétration des Spirochètes.

Chez *Gadus minutus*, où l'on rencontre parfois un Trémadode enkysté dans l'épithélium rectal, nous avons observé les mêmes faits que chez la Motelle. Peut-être, cependant les Spirochètes se rencontrent-elles plus souvent dans la cavité occupée par le Ver, qui favoriserait ainsi très directement leur pénétration (1).

Tréponèmes des blenniiformes

C'est toujours un Tréponème du type T. *gadi* qu'on trouve d'une façon constante chez *Blennius pholis*, et d'une façon accidentelle chez *Blennius gattorugine*. Antérieurement, nous avions signalé ceux de *Blennius pavo* dont une forme est intéressante. Par contre, nous n'en avons jamais vu chez *Blennius ocellaris*.

Nous insisterons seulement sur les Tréponèmes des Lepadogaster. Nous avons observé à Luc-sur-Mer 11 *Lepadogaster bimaculatus* Penn., à Roscoff 12 *Lepadogaster gouani* Lacép., et un *Lepadogaster microcephalus* Brook.

Dans le rectum de ces trois espèces, nous trouvons des Tréponèmes. Ils sont absolument constants chez *Lepadogaster gouani*, ils étaient abondants chez l'unique *Lepadogaster microcephalus* étudié, mais ils n'ont été trouvés que dans la moitié des cas (6 fois sur 11) chez *Lepadogaster bimaculatus*.

Cher *Lepadogaster gouani*, l'infestation est toujours intense comme chez les Gades. L'étude sur le vivant à l'éclairage à fond noir, complétée par l'étude des frottis, nous montre d'abord que le Tréponème abondant est bien du type *Treponema gadi* tel qu'on le rencontre chez les Motelles. L'épaisseur varie de 0 μ 15 à 0 μ 20 et les plus grandes

(1) A première vue la question de la transmission des spirochétoses se pose tout autrement que celle de l'appendicite ou de la fièvre typhoïde. On sait que les Spirochètes pathogènes traversent normalement les muqueuses, qu'en particulier Gozony (1911) semble avoir démontré le passage du *Spirochæta Duttoni* à travers la muqueuse intestinale des rats et des souris, et que les Poissons nous ont fourni la preuve cytologique de la pénétration des Spirochètes dans un épithélium intestinal intact. Par là même, le rôle des Vers parasites peut paraître négligeable. Nous ferons remarquer cependant que, au moins chez les Poissons, les Spirochètes qui pénètrent dans une muqueuse en parfait état sont peu nombreux et s'arrêtent pour la plupart dans les cellules épithéliales. Il faut des altérations graves de l'épithélium pour déterminer leur passage en masse et leur arrivée en grand nombre dans les espaces lymphatiques.

formes dépassent bien rarement 12 μ et ont de 3 à 4 tours de spire. A côté de cette forme commune, on trouve parfois une Spirochète à spires serrées et nombreuses, tournant rigide autour d'un axe rectiligne, comme les Tréponèmes du sang dont nous parlerons plus loin. Nous ne l'avons malheureusement vue que sur le vivant. Comme elle nous a paru plus grande que l'espèce sanguicole, nous ne pouvons savoir si cette forme intestinale, à spires serrées et nombreuses, représente une espèce autonome, ou si elle n'est qu'un stade soit du *Treponema gadi*, soit

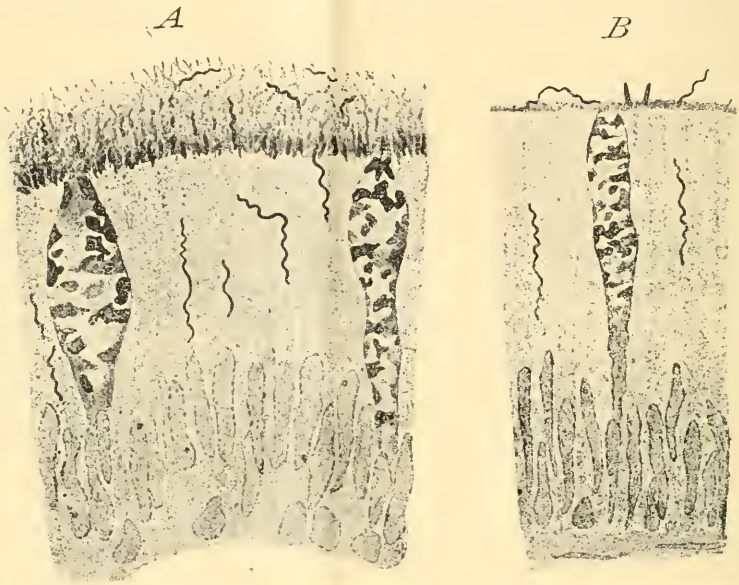


FIG. II. Epithélium rectal de *Lepadogaster Gouani* LACÉP. A. Région des pseudo-cils (Bactéries et Spirochètes). B. Plateau cellulaire avec Bactéries et Spirochètes éparses ; 2 Spirochètes intracellulaires. — Cajal-Levaditi. × 1350.

du *Treponema perexile*. Chez les Lepadogaster, le Tréponème du type *gadi* se rencontre soit libre dans la lumière du rectum, soit fixé sur la surface de l'épithélium, soit intracellulaire. Si les formes libres dans la lumière ne se montrent pas en amas aussi nombreux que chez les Godes, les formes fixées sur l'épithélium sont comme chez ces Poissons, çà et là en touffes serrées qui simulent des cils vibratiles. Ces pseudo-cils, mêlés ici à des Bactéries, forment un revêtement indéchiffrable, plus dense et moins haut que le revêtement semblable du rectum des Capelans et des Godes (*A*. fig. 2). Cette hauteur moindre ne dépend pas seulement de la moindre longueur des Tréponèmes, mais avant tout de leur direction qui est oblique ou même presque tangentielle à la surface. On

en a la preuve en regardant les points de l'épithélium où les Spirochètes sont rares (*B.* fig. 2), ou en comparant la hauteur de la touffe de pseudo-cils à la longueur des Spirochètes intracellulaires (A. fig. 2).

L'épithélium rectal des Lepadogaster rappelle celui du Merlan par l'alignement régulier des cellules épithéliales et par l'absence de cryptes. La rénovation de l'épithélium étant moins active que chez les Gadus, on ne sera pas surpris de rencontrer peu de Spirochètes intracellulaires dans cet épithélium moins remanié. Cependant, ces Spirochètes pénètrent facilement dans les cellules en parfait état, suivant d'ordinaire leur grand axe (B. fig. 2), ou bien les traversant obliquement. On n'en voit jamais dans les cellules muqueuses, à moins que celles-ci ne soient au terme de leur évolution. L'expulsion des cellules dégénérées détermine pour un moment une perforation épithéliale par laquelle s'insinuent dans la profondeur de nombreuses Spirochètes. Elles atteignent la base de l'épithélium et pénètrent parfois dans le tissu conjonctif des villosités, mais on ne les suit pas plus loin. Quelques-unes s'enroulent en anneaux.

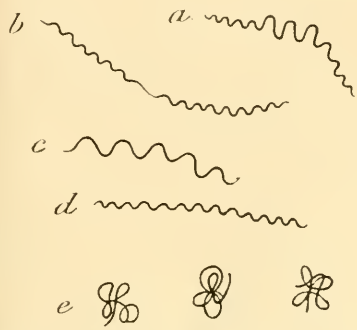


FIG. III. *Treponema triglæ* n. sp.; *a*, forme courte à grandes spires se transformant en forme longue à spires serrées; *b*, division de la forme longue; *c*, forme courte à grandes spires; *d*, forme longue à spires serrées; *e*, stades de repos. × 2000.

Chez *Lepadogaster microcephalus* et chez *Lepadogaster bimaculatus*, les Tréponèmes du rectum paraissent les mêmes que ceux de *Lepadogaster gouani*. Chez *Lepadogaster bimaculatus* où ils n'existent que dans la moitié des cas, nous trouvons aussi à côté de la forme type à larges sinuosités la forme énigmatique à spires serrées, laquelle n'est jamais seule.

Ainsi que l'indique notre liste, on peut observer des Tréponèmes chez *Gobius paganellus* L. où ils paraissent constants, chez *Syngnathus acus* L. et chez *Gasterosteus spinachia* L. où l'infestation est accidentelle. Ce sont toujours des Spirochètes du type *Treponema gadi*. Celles de *Trigla lucerna* L. et de *Siphonostoma typhle* L. sont, par contre, plus intéressantes.

Chez les trois *Trigla lucerna* que nous avons examinés, il existait dans le rectum un Tréponème abondant que nous appellerons *Trepo-*

nema triglæ n. sp. Il se présente sous deux formes : une forme courte à grandes spires, une forme longue à spires serrées.

La forme courte (*c.* fig. III) à grandes spires a généralement 11 μ de long et 6 tours de spire réguliers avec une épaiseur de 0 μ 15 sauf aux extrémités progressivement effilées. Cette forme courte s'allonge à un moment donné et devient une forme longue de 15 μ, pourvue de 12 tours de spire au moins (*d* fig. III). L'épaisseur reste la même et ne dépasse pas 0 μ 15. Le changement de la forme courte en forme longue commence toujours par une des extrémités. Ensuite, tantôt le serrement des spires s'étend de proche en proche à tout le Tréponème, tantôt, et c'est le cas ordinaire, à la transformation d'une extrémité succède celle de l'autre extrémité, la partie moyenne gardant encore ses grandes spires (*a* fig. III). Sur les préparations colorées, on retrouve les deux formes que l'on prendrait volontiers pour deux espèces si on ne les avait observées sur le vivant. Fait remarquable, la forme à petites spires a souvent une zone moyenne très amincie, comme prête à se rompre (*b* fig. III), et l'on peut se demander si le serrement des spires n'est pas en rapport avec l'effort mécanique nécessaire à la division. *Treponema triglæ n. sp.* est encore caractérisé par son état de repos. Au lieu de conserver sa forme de spirale lâche ou serrée, il se contracte d'un seul coup en un peloton où il est méconnaissable (*e* fig. III). Reprend-il son activité, tout à coup il se détend et brusquement redevient une spire régulière en rotation. Nous avons observé chez un *Siphonostoma typhle* L. un Tréponème voisin du *Treponema triglæ.* Il faudra comparer minutieusement les deux formes pour savoir s'il convient de les distinguer spécifiquement.

Spirochètes du sang des Poissons

Actuellement on connaît des Spirochètes dans le sang des Poissons suivants :

Clarias angolensis Stdr.
Pelamys sarda Bloch.
Gadus minutus L.
Gadus luscus L.
Merlangus pollachius L.
Lepadogaster bimaculatus Donov.

Nous ajouterons à cette liste :

Onos mustela L.

Blennius pholis L.

Lepadogaster gouani LACÉP.

Si l'on met à part le Silure, *Clarias angolensis* STDR., dont les parasites du rectum n'ont pas été recherchés, on constate que tous ces Poissons se rangent dans les Scombriformes, les Gadiformes et les Blenniiformes, groupes particulièrement infestés de Spirochètes intestinales. Et nous avons démontré que, chez les *Lepadogaster* comme chez les Gadiformes, les Trépomènes de l'intestin traversent l'épithélium rectal et pénètrent dans les espaces lymphatiques.

TRÉPONÈMES DU SANG DES GADIFORMES

NEUMANN (1909), le premier, observa une Spirochète dans le sang de *Gadus minutus* (= *Gadus capelanus* pr. p.) Nous (1912 *b*) avons montré que la Spirochète observée dans le sang du Capelan correspondait tout à fait à la forme qui abonde dans le rectum et qui normalement pénètre dans la profondeur des tissus. Nous avons retrouvé cette forme intestinale dans les capillaires et dans la grande veine du rectum, et nous croyons l'avoir vue, mais très rare, dans la grande circulation. Nous sommes donc fondés à croire que le *Treponema gadi* (NEUMANN) est un parasite du rectum, ne passant dans le sang qu'accidentellement.

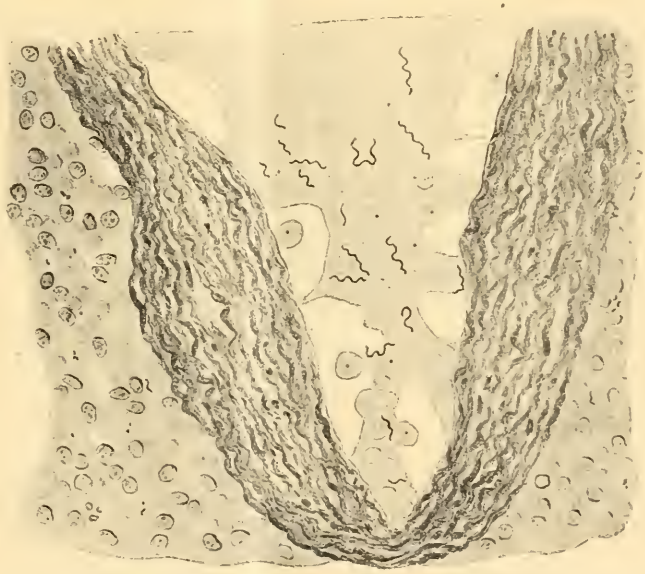


FIG. IV. Coupe partielle de la veine splénique de *Gadus luscus* L. avec nombreux *Treponema gadi* NEUMANN. Cajal-Levaditi. × 700.

Chez *Gadus luscus*, le même *Treponema gadi* qui abonde dans le rectum, passe couramment dans la profondeur de l'épithélium, se retrouve

souvent dans les espaces lymphatiques, et nous l'avons observé une fois dans les vaisseaux des divers organes et dans le parenchyme de la rate. Nous représentons ici une portion de coupe de la rate de cette Gode (fig. IV). Elle montre ce que montrait à peu près toutes les coupes du même organe : de nombreux Tréponèmes dans la veine splénique et un certain nombre de Tréponèmes dans le parenchyme, dont plusieurs en désagrégation. On observe surtout soit l'enroulement en anneaux, soit la fragmentation en tronçons arqués et leur dissolution progressive (fig. V). Les Tréponèmes entiers sont rares.

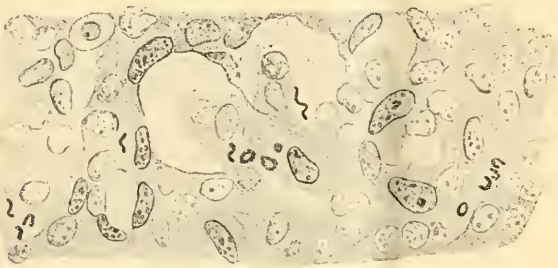


FIG. V. Rate de *Gadus luscus* L. avec Spirochètes en fragmentation. Cajal-Levaditi. × 1.350.

Beaucoup d'auteurs ont déjà observé des figures atypiques de Spirochètes dans la rate, et les interprètent comme des états agoniques ou des stades de dissolution. BREINL (1908) par contre, tout en se rattachant pour la plupart des formes à cette interprétation, a décrit un enkystement particulier de *Spirochœta duttoni* avec fragmentation en granules qui pourraient être des stades de repos. Pour nous, tous les stades observés dans la rate de *Gadus luscus* sont très probablement des stades de dégénérescence. Nous n'y avons jamais vu les anneaux condensés rencontrés dans l'épithélium rectal, et que nous croyons pouvoir être des formes de résistance.

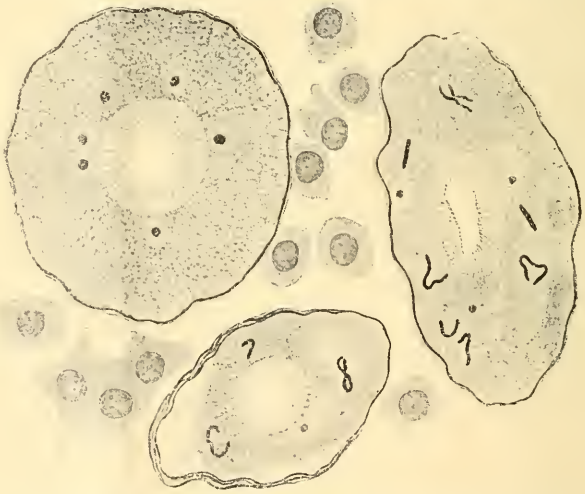


FIG. VI. 3 tubes du reiu de *Gadus luscus* L. dont deux sembleut contenir des Spirochètes. Cajal-Levaditi × 1.000.

Chez la Gode atteinte de spirochétose, le *Treponema gadi* était presque aussi abondant dans les vaisseaux du rein que dans ceux de la rate. Sur les coupes imprégnées à l'argent, en même temps que nous retrouvons les Tréponèmes dans le sang, nous observons des figures qui semblent représenter l'élimination des Spirochètes par les tubes rénaux (fig. VI). On voit en brun ou en noir des filaments sinueux, ou bien des anses, parfois des anneaux réguliers ou tordus en 8, en même temps que des bâtonnets ressemblant à des bacilles. Mais ces images s'observent à peu près uniquement dans des tubes dont l'épithélium est altéré. La plupart des bâtonnets prennent naissance dans les noyaux et ne sont sans doute que des cristalloïdes. Quant aux filaments sinueux, s'ils en imposent pour des Spirochètes, on ne doit pas considérer cette interprétation comme certaine. L'imprégnation à l'argent est trompeuse. Elle a montré à Le Play, Sésary et Vallery-Radot (**1912**) des filaments spiralés, rappelant le *Treponema pallidum*, dans des coupes de reins humains indemnes de syphilis.

Comme nous l'avons dit, les Motelles ont leur épithélium richement infesté de Tréponèmes qui pénètrent dans la profondeur des tissus, parfois en grande quantité, à la suite des lésions de l'épithélium dues aux Vers parasites. Nous avons observé une fois chez *Onos tricirratus* un envahissement du péritoine par les Spirochètes du rectum. Une autre fois, chez *Onos mustela* dont nous avons examiné vingt individus, le sang était infesté d'un Tréponème du type *Treponema gadi*. Les Spirochètes du sang de cette Motelle étaient tous à larges sinuosités, les plus longs mesurant 7 μ avec 3 tours et demi de Spire. Les formes à deux tours et à un seul tour (formes vibrioniennes) étaient communes. Parmi les Spirochètes à deux tours, nous avons rencontré ces formes énigmatiques à deux grosses inclusions colorables qu'on observe couramment dans le rectum. Il s'impose donc de conclure au passage accidentel des Spirochètes du rectum dans le sang. Notons toutefois que nous n'avons observé dans le sang ni les formes longues à larges tours de spire (forme de 12 μ), ni la forme à spires serrées.

Le cas de *Merlangus pollachius* est différent de celui des autres Gadidés. Herbert Henry (**1910**) signala le premier l'existence dans le sang du Lieu d'un Spirochète dont il ne donna aucune description. Il l'appela *Spirochæta gadi pollachii*. Cette désignation était critiquable. Neumann (**1909**) ayant déjà décrit une *Spirochæta gadi*, on pouvait croire que *Spirochæta gadi pollachii* ne représentait qu'une simple variété

du Tréponème de NEUMANN, qui justement existe dans le rectum de *Gadus pollachius*. A vrai dire, rien ne prouvait que le Tréponème observé par HENRY ne fût pas le Tréponème du rectum.

Pour ces raisons, nous avons proposé d'appeler *Treponema fallax*, la Spirochète que nous (**1912**) avons nous-même trouvée, après HENRY, dans le sang des *Gadus pollachius*.

Peu de temps après l'apparition de notre mémoire, H. HENRY (**1912**) (1) a donné une description du Tréponème du Lieu en l'appelant simplement *Spirochæta pollachii* et de sa description il semble résulter que *Spirochæta pollachii* et *Treponema fallax*, doivent tomber en synonymie. Il serait juste d'accepter le dernier nom proposé par HENRY, mais nous croyons que les règles de la nomenclature s'y opposent.

Sur les frottis fixés à l'alcool absolu, *Treponema fallax* apparaît comme un Tréponème plus mince et à spires plus serrées que *Treponema pelamidis* auquel il ressemble. Son épaisseur ne dépasse pas 0 μ 10. Les petites formes de 4 μ 5 ont trois tours de spire, les moyennes ont 6 tours de spire et à peine 9 μ. Les formes les plus longues ont 8 tours de spire et mesurent 11 μ. Les deux extrémités très pointues sont progressivement effilées (*B* fig. VII). Les coupes des organes imprégnés à l'argent ne nous ont montré aucun *Treponema fallax* dans le sang artériel alors qu'il est commun dans le cœur, dans les veines et en particulier dans la veine rectale. Est-il arrêté par les branchies ou ne peut-il vivre que dans le sang veineux ? Nous ne pouvons le dire. A noter que sur les coupes imprégnées à l'argent, les Tréponèmes apparaissent plus épais et à spires plus serrées. Ainsi nous trouvons communément des spires mesurant au plus 1 μ. et des Tréponèmes de 5 μ ayant jusqu'à 6 tours de spire. Sans nul doute, le formol les fixe dans l'état de spasme qui précède la mort.

TRÉPONÈMES DU SANG DES BLENNIIFORMES

Chez *Blennius pholis* L., nous avons observé deux fois des Tréponèmes peu nombreux dans le sang circulant. Ils ne différaient en rien du Tréponème du rectum, c'est-à-dire qu'ils étaient du type *Treponema gadi* sans présenter de formes longues. Le cas de la Blennie s'ajoute donc aux cas tout pareils de *Gadus minutus*, *Gadus luscus* et *Onos mustela*.

Nous (**1912**) avons déjà signalé la présence constante d'un Trépo-

(1) Nous avons eu connaissance du dernier travail de M. HENRY grâce à M. MESNIL qui a eu l'obligeance de nous le communiquer dès son apparition.

nème dans le sang de *Lepadogaster bimaculatus* Donov. Il est très voisin du *Treponema fallax*, à tours très serrés comme lui et d'une rigidité spirillaire. Mais on ne voit pas de formes supérieures à 8 μ et son épaisseur difficile à préciser (elle est inférieure à 0 μ 10), est encore moindre que celle du *Treponema fallax*, d'où le nom de *Treponema perexile*, que nous avons proposé. Ses mouvements sont très rapides; il se déplace très vite en avant, en arrière, indifféremment, et toujours par une rotation autour d'un axe rectiligne. Le mouvement ne change que si, comme il arrive quelquefois, le Tréponème se trouve fixé à la lame par une de ses extrémités. Alors, pour se dégager, il se tend en demi-cercle tout en conservant sa structure spiralée et brusquement se redresse. Sur les frottis colorés au violet de gentiane, *Treponema perexile* paraît beaucoup plus gros et mesure un peu plus de 0 μ 20, c'est-à-dire plus de trois fois son épaisseur réelle, qui est d'ailleurs variable du simple au double selon les individus. Cet épaisissement ne s'étend pas aux extrémités, qui paraissent claires et effilées comme si elles étaient uniquement composées de périplaste.

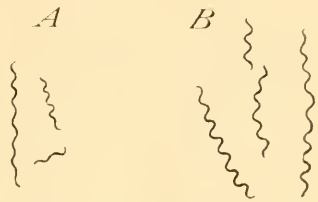


Fig. VII. A. *Treponema perexile* Dub. et Leb. du sang de *Lepadogaster bimaculatus* Donov. ; B. *Treponema fallax* Dub. et Leb. × 2.000.

Les tours de spires apparaissent plus lâches sur les préparations fixées que sur le vivant. Les formes longues de 8 μ ont 6 tours de spire, Les formes moyennes qui mesurent 6 μ ont 3 à 4 tours de spire, et les formes courtes, de 3 μ n'ont qu'un tour et demi (*A* fig. VII).

Ainsi, par sa morphologie, *Treponema perexile* se rapproche beaucoup de *Treponema fallax* et se montre seulement plus mince et moins long. Il s'en distingue encore par sa survie dans le sang. Chez les deux *Gadus pollachius* dont le sang était infesté, les *Treponema fallax* n'avaient pas survécu longtemps à la mort de leurs hôtes, et nous n'avions pu les observer vivants. *Treponema perexile* se retrouve actif dans le sang 24 heures après la mort du *Lepadogaster* et on peut le garder en vie 48 heures entre lame et lamelle. Nous avons essayé sans succès de l'inoculer à divers Poissons (*Gobius*, *Onos*, *Cottus*, *Blennius*, *Solea*, *Callionymus*, *Gadus*).

Tandis que chez *Lepadogaster bimaculatus* nous rencontrons un Tréponème sanguicole absolument constant et un Tréponème du rectum seulement dans la moitié des individus, chez *Lepadogaster gouani* le

rapport est inverse : le Tréponème du rectum est constant, alors que le Tréponème du sang existe à peine chez la moitié de ces Poissons (5 fois sur 11). Ce simple fait de statistique semble prouver que la Spirochète du sang est spécifiquement distincte de la Spirochète du rectum. Le Tréponème du *Lepadogaster gouani* paraît si voisin de celui du *Lepadogaster bimaculatus* que nous le rapporterons à la même espèce. Sur le vivant, sa forme et ses mouvements sont pareils, et les observations faites sur l'un valent pour l'autre. Cependant il existe chez *Lepadogaster gouani* des formes plus grandes (10 μ), et, parmi celles-ci, certaines sont détendues après fixation et coloration. Nous avons ainsi trouvé un Tréponème de 10 μ n'ayant que quatre tours et demi de Spire et rappelant le type *T. gadi*. Mais sa minceur ne permettait pas de le confondre avec un Tréponème du rectum.

En résumé, le sang des Téléostéens peut être infesté par deux types différents de Tréponèmes. Chez *Gadus minutus*, *Gadus luscus*, *Onos mustela*, *Blennius pholis*, nous trouvons un premier type à larges spires si semblable au Tréponème du rectum que morphologiquement nous ne pouvons l'en distinguer. La pénétration du Tréponème du rectum dans les espaces lymphatiques et les capillaires étant démontrée, il s'impose de rapporter les Tréponèmes de ces Poissons, qu'ils soient dans le sang ou dans le rectum, au *Treponema gadi* Neumann.

Chez *Merlangus pollachius* et chez les *Lepadogaster*, les Tréponèmes du sang sont d'un type tout différent. Par leurs extrémités effilées, par le serrement des spires et leur rigidité, ces Spirochètes se distinguent très facilement des *Treponema gadi* qu'on rencontre en même temps dans le rectum de leurs hôtes.

Peut-on penser qu'elles ne sont que des stades de Spirochètes intestinales adaptées au milieu sanguin ?

Le parasite qui passe dans un milieu visqueux et circulant comme le sang, doit accroître sa puissance motrice s'il garde sa mobilité. De même qu'un Trypanosome a son appareil moteur plus puissant que les Flagellés intestinaux dont il est dérivé, de même les Spirochètes sanguicoles dans leurs mouvements doivent dépenser plus de force que les Spirochètes intestinales. Gross (**1911**) a déjà fait valoir cette influence morphogène du parasitisme pour justifier la réunion dans un même groupe des Spirochètes parasites d'allure si vive et des *Saprospira* dont le mouvement est très lent. Que les Tréponèmes intestinaux des Poissons changent de forme et multiplient leurs spires pour progresser avec

rapidité le fait n'est pas douteux, et *Treponema triglæ* n. sp. le démontre nettement. D'autre part, MARCHOUX et COUVY (1912) ont observé la transformation en formes très grêles des *Spirochæta gallinarum* qui passent dans le sang des Tiques. La même observation a été faite par CH. NICOLLE, L. BLAIZON et E. CONSEIL pour les Spirochètes de la récurrente évoluant dans le sang des Poux. Il en résulte que ni la minceur ni le serrement des Spires de *Treponema fallax* et de *Treponema perexile* ne suffisent à prouver leur indépendance spécifique vis-à-vis des Spirochètes intestinales plus grosses à tours plus lâches. Nous admettrons cependant cette indépendance pour les raisons données plus haut (statistique, présence des Tréponèmes du type *T. gadi* dans le sang de certains Poissons). La preuve complète n'en sera faite que par les cultures et les inoculations quand on pourra les réussir.

AUTEURS CITÉS

1908. BREINL On the Morphology and life-history of *Spirochæta Duttoni*. (*Ann trop med. Liverpool.* I. p. 435.)

1912. *a.* DUBOSCQ (O.). et LEBAILLY (C.). Sur les Spirochètes des Poissons. (*C. R. Ac. Sc.*, 4 *mars*, T. 154.)

1912. *b.* — — Les Spirochètes des Poissons de mer (*Arch. de Zool. exper.* [5] T. X)

1911. GOZONY (L). Die Infectionswege und natürliche Immunität bei Spirochœten. (*Centralbl. f. Bakt. Abt.* 1. *Orig.* Bd. 57).

1911. GROSS. (J.). Uber freilebende Spironemaceen. (*Mitth. Z. Station zu Neapel.* XX)

1910. HENRY) (H.). On the Hœmoprotozoa of British Sea-fish (a preliminary note) (*Journ. of. Path. and Bacteriol.* XIV.)

1912. — *Spirochæta pollachii :* a new blood-inhabiting Spirochœte from *Gadus pollachius*, the pollack ; with a note on the occurrence of certain intracorpuscular bodies in the blood of the Gadidæ. (*Journ. of Pathology and Bacteriology. XVII.*)

1912. LE PLAY, SÉSARY et PASTEUR VALLERY-RADOT. Sur l'histomicrobiologie des néphrites syphilitiques. (*C. R. Soc. Biol.* n° 36. LXXIII.)

1912. MARCHOUX. (E.). et COUVY. (L.). Argas et Spirilles (*Bull. Soc. Path. exotique* V. 14 Février.)

1909. Neumann. (R. O.). Studien über protozoischen Parasi ten im Blüte von Meeresfischen. (*Zeitschr. für Hygiene.* Bd. 64.)

1912. Nicolle (Ch.), Blaizot (L) et Conseil (E.). Etiologie de la fièvre récurrente. Son mode de transmission par le Pou (*C. R. Ac Sc.* t. CLIV).

Les directeurs-gérants
G. Pruvot et E.-G Racovitza.

Paru le 30 *Mai* 1913.

ARCHIVES

DE

ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE

FONDÉES PAR

H. DE LACAZE-DUTHIERS

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

G. PRUVOT
Professeur à la Sorbonne
Directeur du Laboratoire Arago

ET

E. G. RACOVITZA
Docteur ès sciences
Sous-Directeur du Laboratoire Arago

Tome 52. NOTES ET REVUE Numéro 2.

III

SUR UN CHYTRIDIOPSIDE NOUVEAU, *CHYTRIDIOIDES SCHIZOPHYLLI* N. G., N. SP, PARASITE DE L'INTESTIN DE *SCHIZOPHYLLUM MEDITERRANEUM* LATZEL.

PAR

G. TRÉGOUBOFF

Reçu le 20 mai 1913.

Pendant le séjour fait en automne dernier au Laboratoire Arago de Banyuls-sur-mer j'ai eu l'occasion d'examiner un grand nombre de *Schizophyllum mediterraneum* LATZEL, si communs aux environs immédiats de la Station. Ce Diplopode a pour parasite habituel une Grégarine *Stenophora juli* SCHNEIDER (Frantzius). Dans 7 seulement sur 400 environ des *Schizophyllum* examinés j'ai trouvé un parasite nouveau dont, étant donnée la rareté, je ne connais pas encore l'évolution complète. Mais les stades nombreux trouvés dans les coupes et surtout dans les frottis, qui donnent des résultats meilleurs pour l'étude de cet organisme très petit, m'ont permis de le ranger dans le groupe des *Chytridiopsides*.

Ce groupe aux affinités encore imprécises ne comprenait jusqu'à maintenant qu'un seul genre *Chytridiopsis ;* il a été découvert par AIMÉ SCHNEIDER (**1884**) dans les *Blaps* et a reçu de cet auteur le nom spécifique de *Chytridiopsis socius.* Son évolution, à part le kyste durable qui seul a été vu par SCHNEIDER, est restée complètement inconnue pendant longtemps jusqu'au jour ou LÉGER et DUBOSCQ (**1909** *a*) nous l'ont fait connaître dans ses caractères généraux, ainsi qu'un certain nombre d'autres formes voisines que provisoirement ils ont laissé dans le même genre[1].

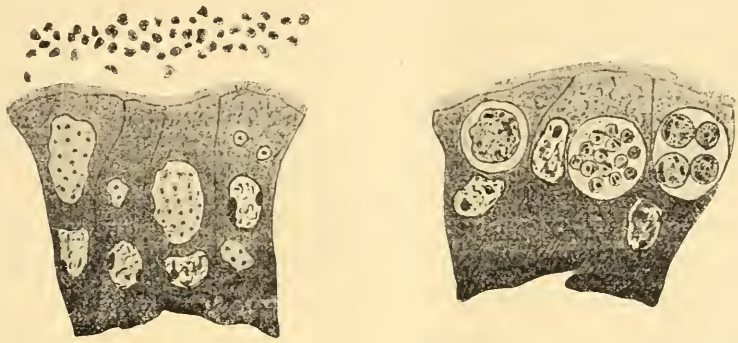
Le parasite de *Schizophyllum,* dont je vais décrire rapidement dans cette note les principaux stades d'évolution, montre une grande analogie avec le *Chytridiopsis socius* des *Blaps* dans son évolution végétative, mais présente certaines particularités pendant son cycle sexuel, ce qui m'autorise à créer pour lui un nouveau genre et une nouvelle espèce — *Chytridioides schizophylli* n. g., n. sp., tout en le plaçant en voisinage immédiat du genre *Chytridiopsis* de SCHNEIDER.

Comme chez ce dernier la partie végétative de l'évolution comporte une schizogonie et se passe entièrement à l'intérieur des cellules épithéliales de l'intestin moyen de l'hôte. Dans les animaux infestés artificiellement le parasite devient extrêmement abondant, et toutes les cellules épithéliales de l'intestin moyen en sont littéralement bourrées (fig. 1 A), ce qui provoque la disparition complète de *Stenophora juli.* Cette disparition de la Grégarine, parasite habituel et constant chez les *Schizophyllum,* rappelle le fait analogue, décrit par LÉGER et DUBOSCQ (**1909** *b*), qui se passe dans l'intestin de la larve de *Ptychoptera contaminata,* ou les deux parasites — une Microsporidie *Gurleya Francottei* et une Grégarine *Pileocephalus striatus* ne se rencontrent jamais ensemble, « la zone habitée par

1, A propos de *Chytridiopsis socius* il est nécessaire de relever l'interprétation erronée donnée par SCHNEIDER relativement à l'habitat de ce parasite, qui a été reproduite ensuite d'après cet auteur dans les livres classiques de LABBÉ (**1899**, p. 126) et de MINCHIN (**1903**, p. 317). SCHNEIDER (**1884**) a représenté sur la planche I, fig. 22 un *Chytridiopsis socius* à l'intérieur d'un « jeune stade coccidien » de *Stylorhynchus longicollis,* convaincu qu'il était de l'existence des stades intracellulaires dans le cycle évolutif de cette Grégarine ; il en a tiré comme conclusion la possibilité d'infection des *Stylorhynchus* par *Chytridiopsis.* Or, l'évolution de *Stylorhynchus longicollis* bien connue maintenant par les travaux de LÉGER et DUBOSCQ (**1902**) et ne comportant nullement de stades intracellulaires, il s'agit en réalité dans le cas figuré par SCHNEIDER d'un jeune *Chytridiopsis socius* se trouvant à l'intérieur d'une vieille cellule épithéliale en dégénérescence, fait assez fréquent, comme je l'ai constaté moi-même, surtout dans les cas d'infections intenses. J'ajoute que le *Chytridiopsis socius* peut se trouver exceptionnellement dans le corps de la Grégarine, fait constaté par LÉGER et DUBOSCQ pendant leurs recherches sur le développement des *Stylorhynchides* et qui m'a été communiqué avec sa bienveillance coutumière par mon Maître, M. le Professeur O. DUBOSCQ; mais il ne s'agit dans ces cas que de stades en mauvais état englobés par l'épimérite amœboïde de *Stylorhynchus* et se trouvant là tout à fait accidentellement comme éléments absorbés et non comme parasites ; *Chytridiopsis socius* ainsi que toutes les autres espèces connues sont les parasites exclusifs de l'épithélium intestinal des Arthropodes.

Microsporidie étant complètement dépourvue de Grégarines et inversement, comme si ces deux parasites s'excluaient mutuellement[1] ».

Le stade le plus jeune du cycle végétatif de *Chytridioides schizophylli* (fig. II *a*) se présente sous forme d'un tout petit corpuscule sphérique ayant à peine 1 μ 5 de diamètre, à cytoplasme homogène, entouré d'une membrane très fine et à peine visible, et montrant un noyau sous forme d'un grain chromatique entouré d'une zone claire sans limite nette ; dans la cellule épithéliale il est placé tantôt tout près de la basale, tantôt près du plateau et n'a pas par conséquent de position fixe. Ce jeune schizonte grandit en multipliant en même temps activement ses noyaux (fig. II *b*),



A *B*

FIG. I. *Chytridioides schizophylli*, n. g., n. sp., dans l'épithélium intestinal de *Schizophyllum mediterraneum* Latzel. A. Les stades de la schizogonie et le tapis des schizozoïtes amœboïdes dans la lumière intestinale B. Quelques stades successifs de la sporulation.

qui deviennent de plus en plus petits se réduisant uniquement à l'élément chromatique en forme de grain sans aucune membrane nucléaire définie ; mais quand le schizonte touche à la fin de son évolution, ses noyaux deviennent plus grands et se présentent sous la forme d'un grain ou le plus souvent de 2 grains en diplocoque, entourés d'une zone claire plus ou moins bien délimitée (fig. II *c*). D'après l'interprétation donnée par LÉGER et DUBOSCQ (**1909** *a*) pour une structure similaire chez *Chytridiopsis socius*, l'un de ces grains pourrait être un karyosome, l'autre n'étant qu'un amas tassé de grains de chromatine. L'apparition de la zone claire autour des noyaux est l'indice de la maturité du schizonte. Arrivé ainsi au terme de sa croissance le schizonte adulte, qui peut atteindre

1. Il est à remarquer que pour les parasites des *Blaps* les faits sont différents ; les 2 parasites habituels. *Chytridiopsis socius* et *Stylorhynchus longicollis* sont en bon voisinage et souvent parasitent la même cellule épithéliale (LÉGER et DUBOSCQ, **1902**, pl. III, fig. 26.)

15-20 μ de diamètre, remplit la cellule hôte qu'il distend en refoulant et déprimant son noyau ; il divise alors son cytoplasme en autant de petits éléments qu'il y a de noyaux et se présente à ce stade sous forme d'une véritable petite morula ; les schizozoïtes ainsi formés ne dépassent pas 1 μ 5, souvent moins, et se montrent d'abord sphériques puis de forme irrégulière presque amœboïdes (fig. II *d*). Ce sont franchement de petits amibes après leur mise en liberté dans la lumière intestinale, dans laquelle le schizonte est expulsé soit avec la cellule hôte flétrie, soit par la rupture du plateau de cette dernière. Là, dans les cas de l'infection intense, provoquée par exemple artificiellement, on trouve dans les coupes un véritable tapis de ces schizozoïtes amœboïdes libres, chacun avec son noyau en diplocoque (fig. I A). Ces schizozoïtes, comme l'ont constaté Léger et Duboscq pour le *Chytridiopsis socius*, peuvent pénétrer de nouveau dans l'épithélium et donner lieu à de nouvelles schizogonies, dont les éléments deviennent de plus en plus petits.

La seconde partie de l'évolution qui correspond au cycle sexuel se passe aussi à l'intérieur des cellules épithéliales et ce n'est que son produit final, un petit kyste rempli de spores et entouré d'une membrane épaisse, qui est rejeté par le même procédé que le schizonte dans la lumière intestinale (fig. I B).

Sur cette partie du cycle évolutif je ne possède encore que de données incomplètes et particulièrement je n'ai pas pu suivre en détail les stades de la formation des gamètes et les phénomènes de la fécondation, ce qui n'est pas d'ailleurs facile vu la petitesse extrême des éléments. En tous cas quelques rares stades s'y rapportant, que j'ai observés, m'ont paru correspondre à ceux de *Chytridiopsis socius* interprétés par Léger et Duboscq comme aboutissant à la formation des microgamètes fusiformes et exiguës et des macrogamètes sphériques comparables aux schizozoïtes encore non amœboïdes. Tous les autres stades du cycle sexuel donnant à la fin de l'évolution le kyste à paroi épaisse sont très reconnaissables par leur cytoplasme plus granuleux et plus colorable que celui des schizontes et surtout par la présence d'une membrane très nette qui permet de les distinguer facilement.

En outre, au cours de cette évolution se produit un phénomène très particulier dont j'ai cherché vainement l'explication. Je me suis contenté d'en relever soigneusement les péripéties successives que j'ai pu suivre en détail.

En effet, les kystes durables mûrs qui sont rejetés d'abord dans la

lumière intestinale, puis au dehors avec les excréments de l'hôte, sont sphériques et ont 15-20 μ de diamètre ; ils sont entourés d'une membrane épaisse, dans laquelle on ne trouve aucune trace des noyaux, contrairement à ce qui se voit dans la membrane kystique de *Chytridiopsis socius* ; les spores qui remplissent les kystes sont sphériques de 1 μ 5 de diamètre et montrent leurs noyaux formés de 2 grains en diplocoque et en plus une

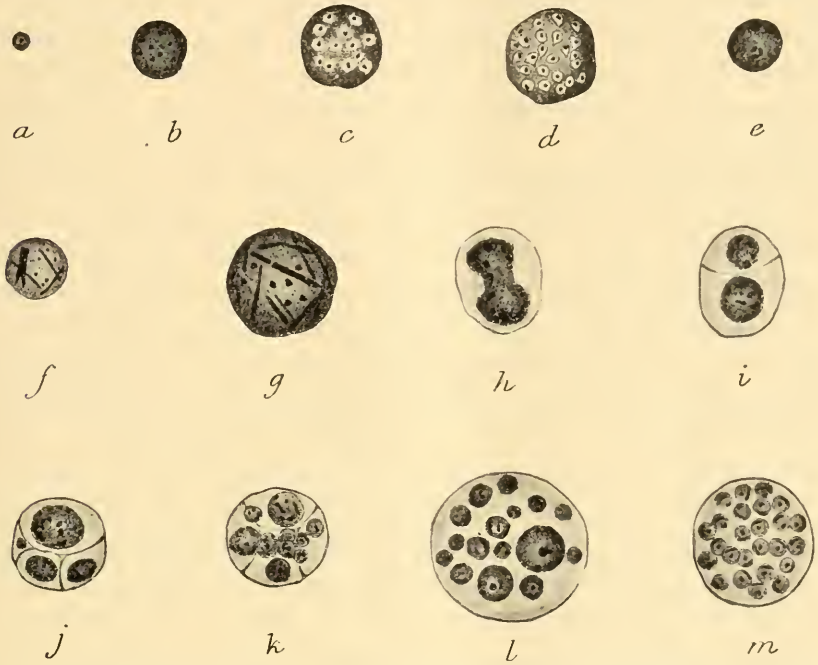


FIG. II. *Chytridioides schizophylli* n. g., n. sp. *a-d*. Les stades successifs de la schizogonie. *e-m*. Les stades successifs de la sporulation montrant : *e-g*, la formation des baguettes chromatiques; *h*, la division par étranglement en 2 sphères du contenu kystique ; *i-l*, le cloisonnement fugace dans l'intérieur du kyste ; *m*, le kyste durable rempli de spores.

baguette chromatique très colorable, plus fortement même que le noyau, située le plus souvent à la périphérie de la spore (fig. II *m*). Cette baguette qu'on trouve dans toutes les spores du kyste mûr ne paraît pas être de nature albuminoïde à en juger par les résultats négatifs des réactions usuelles (réactifs de MILLON, de GUIGNARD, etc.) On ne peut pas l'homologuer d'autre part avec les capsules polaires des microsporidies, parce qu'elle est compacte et ne contient aucun filament spiral ; son origine d'ailleurs, ainsi que le mode de formation, que j'ai pu suivre en détail, est toute spéciale.

Déjà dans les plus jeunes stades appartenant à cette série, qui ne

mesurent encore que 4-5 μ, on peut voir à côté du noyau en forme de grain une petite sphérule chromatique très colorable. A mesure que le parasite grandit en multipliant ses noyaux, peu activement d'ailleurs en comparaison avec les schizontes de même taille, on constate que le nombre de ces sphérules ainsi que leur taille augmente progressivement (fig. II *e*) ; leur forme se modifie aussi et des sphériques elles deviennent allongées en se présentant comme de grosses baguettes plus ou moins longues qui se fragmentent tantôt transversalement, tantôt même longitudinalement (fig. II *f*), de sorte que finalement dans le corps du parasite à côté de nombreux noyaux on trouve une quantité de ces baguettes de dimensions variables, disséminées sans aucun ordre (fig. II *g*). Quand arrive le moment de la formation des spores le parasite, contrairement à ce qui a lieu chez les *Chytridiopsis*, ne se découpe pas d'emblée en autant de spores qu'il y a de noyaux, mais donne naissance à l'intérieur de l'enveloppe kystique par l'étranglement de son contenu d'abord à deux sphères (fig. II *h* et *i*), puis à plusieurs sphères cytoplasmiques assez grosses contenant les noyaux et les baguettes chromatiques en nombre quelconque pour chaque sphère (fig. II *j*). A ce stade du début de la fragmentation du contenu kystique il est facile de constater que chaque grosse sphère s'isole par la formation d'une fine membrane qui divise ainsi l'intérieur du kyste d'abord en deux puis en quatre, ou même davantage, compartiments distincts ; on a ainsi l'aspect d'une sorte de sporange à plusieurs loges, qui rappelle singulièrement la formation du sporange chez certaines *Chytridinées* inférieures. Les grosses sphères secondaires vont à leur tour se fragmenter en sphères plus petites, isolées ou groupées à plusieurs dans chaque compartiment (fig. II *k*). Cette fragmentation n'est pas synchrone pour toutes les sphères puisque à côté de grosses sphères on en trouve aussi de très petites ayant déjà la taille et la conformation des spores (fig. II *k* et *l*). Finalement à l'intérieur du kyste on ne trouve que les spores avec leur structure caractéristique, c'est-à-dire le noyau en diplocoque et une seule baguette chromatique (fig. II *m*). Tout le cytoplasme du kyste est utilisé pour la formation des spores, et aucun reliquat n'existe dans le kyste mûr. En même temps les cloisons qui séparaient le kyste en compartiments se résorbent au fur et à mesure de la formation des spores.

Par cet aperçu rapide de l'évolution de *Chytridioides schizophylli* on constate que le parasite de *Schizophyllum* présente des affinités indéniables avec le *Chytridiopsis socius*. Mais par son mode particulier de sporulation

avec cloisonnement fugace du contenu kystique et par ses germes amœboïdes il se rapproche encore plus des *Chytridinées* et par la même justifie la situation des *Chytridiopsides* au voisinage de ce groupe. Par contre, l'absence de noyaux à la paroi des spores comme à la paroi du kyste, caractère essentiel des *Acnidosporidies* de Cepède (**1913**), m'empêche de le placer dans ce dernier groupe.

Laboratoire de Protistologie, Montpellier.

AUTEURS CITÉS

1913. Cepède (C.). Les « *Cytopleurosporés* » (*Cytopleurosporea*) embranchement nouveau du règne des Protistes. (*C. R. Ac. Sc.* Paris, T. CLVI, p. 574-576.)

1899. Labbé (A.). Sporozoa. (*Das Tierreich.* 5 Lief. Berlin.)

1902. Léger (Louis) et O. Duboscq. Les Grégarines et l'épithélium intestinal chez les Trachéates. (*Arch. de Parasitologie* T. VI, p. 377-473.)

1909 *a.* Léger (Louis) et O. Duboscq. Sur les *Chytridiopsis* et leur évolution. (*Arch. Zool. expér.* (5), T. I, N. et R., p. IX-XIII.)

1909 *b.* Léger (Louis) et O. Duboscq. Protistes parasites de l'intestin d'une larve de « *Ptychoptera* » et leur action sur l'hôte. (*Bull. Acad. roy. Belgique* (*Cl. Sciences*), n° 8, p. 885-902.)

1903. Minchin (E. A.). Article : The Sporozoa. (*A Treatise on Zoology* by E. Ray Lankester. *Protozoa*. Second Fascicule).

1884. Schneider (Aimé.) Sur le développement de *Stylorhynchus longicollis.* (*Arch. Zool. expér.* (2), T. II, p. 1-36.)

IV

ETUDE BIOLOGIQUE SUR L'ACARIEN *TRICHOTARSUS OSMIAE* Duf.

PAR

A. POPOVICI-BAZNOSANU

Maître de Conférences à la Faculté des Sciences de Bucarest.

Reçu le 19 Juin 1913.

Au cours de recherches faites par moi sur les Apides solitaires, j'ai eu souvent l'occasion de trouver les cellules *d'Osmia bicornis* et *Osmia cornuta* remplies d'Acariens appartenant au genre *Trichotarsus*. On trouve une description de ce genre d'Acariens dans Dufour (**1839**), dans Gervais (**1844**) et dans Donnadieu (**1868**). Mais tous ces auteurs ne décrivent qu'une seule phase de l'évolution de l'animal, celle de l'hypopus. C'est en **1885** seulement, que Canestrini et Berlese en ont découvert la phase adulte chez l'espèce *Trichotarsus xylocopae*. En **1903**, Albert Michael dans sa monographie sur les *Tyroglyphidae* donne une description du *Trichotarsus osmiae* et parle pour la première fois de la nymphe et de l'adulte qu'il a obtenus dans son laboratoire en cultivant quelques hypopes. Néanmoins, la description de Michael est imcomplète et de plus il n'a pu trouver les nids d'*Osmia* pour pouvoir faire les observations d'après nature ; voilà pourquoi je me suis décidé à étudier de plus près cette espèce d'Acarien.

Dans le nord de la Roumanie, l'*Osmia bicornis* et *l'Osmia cornuta* construisent leurs nids dans les roseaux qui couvrent les maisons de paysans. En examinant ces nids, on voit alternant avec les cellules normales où se développent les Osmies, d'autres cellules pleines de provisions de pollen sur lequel grouillent les Acariens. Il arrive souvent de trouver dans la même cellule à acariens plusieurs des phases évolutives du *Trichotarsus osmiae*.

Au début de l'été, nous avons trouvé des adultes mâles et femelles, des nymphes, des larves, des œufs, à côté d'innombrables exuvies des mues successives. Plus tard, on peut trouver des hypopes et des nymphes kystiques. Je vais décrire toutes ces phases et je montrerai ensuite quels rapports il y a entre elles.

L'œuf (fig. 1) a une forme ovale un peu aplatie sur le côté, d'une couleur blanche, translucide ; ses dimensions varient beaucoup : $\frac{0 \text{ mm. } 16}{0 \text{ mm. } 11}$, $\frac{0 \text{ mm. } 17}{0 \text{ mm. } 10}$, $\frac{0 \text{ mm. } 18}{0 \text{ mm. } 11}$, (le numérateur marque la longueur et le dénominateur marque la largeur de l'œuf). Sur les provisions de pollen, nous trouvons les œufs ou réunis plusieurs en groupes, ou disséminés.

Fig. 1. — L'œuf de *Tr. osmiae*, chambre claire oc. 3 obj. 3 Leitz.

La Larve (fig. 2) a la forme rhomboïdale, les angles des épaules arrondis, l'extrémité antérieure du corps plus étroite et la partie postérieure plus élargie. A la tête on distingue l'épistome au-dessous duquel on trouve l'appareil buccal. Le tégument est légèrement rayé et couvert de ci de là de poils ; il faut signaler spécialement deux poils courts sur l'épistome et quatre poils postérieurs.

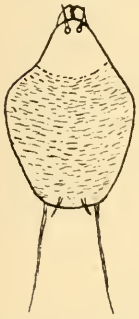


Fig. 2. — Larve de *Tr. osmiae*, vue dorsale de l'animal vivant oc. 3 obj. 3 Leitz.

Sur la face ventrale (fig. 3) s'insèrent 3 paires de pattes velues, formées chacune de cinq articles, dont le dernier est pourvu d'un crochet. A la base des pattes, il y a les épimères — épaississements tégumentaires — les premiers se réunissent en forme de fourche, les seconds épimères sont libres mais pourvus de ramifications, les épimères de la troisième paire de pattes sont libres et simples.

Sur la face ventrale également apparaît l'anus comme une fente longitudinale et entre la base des pattes 1 et 2 il y a un stigmate de la trachée.

La longueur des larves est variable, habituellement de 0 mm. 25. Elles remuent continuellement à travers les grains de pollen grâce aux poils du corps et à ceux des pattes.

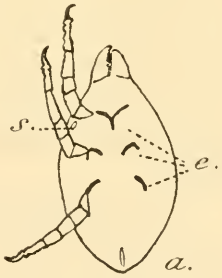


Fig. 3.— Larve de *Tr. osmiae*, vue ventrale de l'animal vivant oc. 3 obj. 3 Leitz, e = épimères, s = stigmate, a = anus.

La nymphe (fig. 4), de forme ovale, possède certaines des particularités qui caractérisent la larve, mais elle est beaucoup plus grande : $\frac{0 \text{ mm. } 308}{0 \text{ mm. } 196}$, $\frac{0 \text{ mm. } 350}{0 \text{ mm. } 224}$, $\frac{0 \text{ mm. } 420}{0 \text{ mm. } 266}$, (le numérateur marque la longueur du corps et le dénominateur marque la largeur du corps dans la région des épaules) et de plus elle porte quatre

paires de pattes ayant la même structure que celles de la larve ; par conséquent, il y aura 8 épimères. Sur la face ventrale, on voit aussi l'anus, le stigmate de la trachée et de plus entre les épimères de la quatrième paires de pattes on aperçoit l'orifice génital.

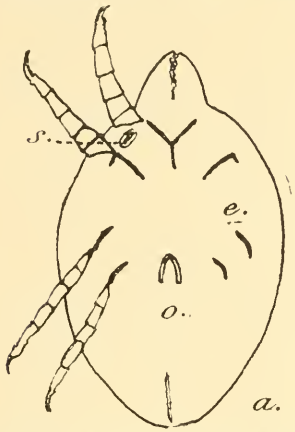


Fig. 4. — Nymphe de *Tr. osmiae*, vue ventrale de l'animal vivant oc. 3 obj. 3 Leitz, a = anus, e = épimères, o = orifice génital, s = stigmate.

Le dessin de Michael (**1903**) (planche XXII, fig. 3) représente une nymphe ordinaire de *Trichotassus osmiae*. Il dit que celle-ci est aplatie dans la direction dorso-ventrale, et qu'elle est de forme pentagonale irrégulièrement lobée. Mais celle-ci est une forme anormale de nymphe qu'on peut obtenir d'une façon expérimentale si l'on garde une nymphe normale comme celle dont nous avons fait la description plus haut, à une température sèche ; on voit alors apparaître sur la surface de son corps des rides qui lui donnent un aspect bizarre. Si on ramène l'animal à une température humide, il reprend la forme ovale. D'ailleurs la forme du corps varie chez les nymphes et les adultes selon que l'animal est vivant ou conservé dans des liquides. De grandes variations de la forme du corps ont été observées pour le genre Glyciphagus (Fumouze et Robin, **1867**).

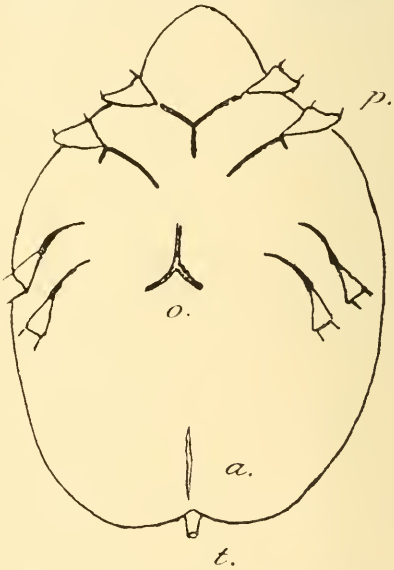


Fig. 5 .— Adulte femelle de *Tr. osmiae*, vue ventrale de l'animal vivant oc. 3 obj. 3 Leitz, a = anus, o = épimèrse de l'organe génital femelle, p = épimères avec l'article basal des pattes, t = tube copulateur.

L'adulte femelle (fig. 5) de forme pentagonale a une longueur qui va jusqu'à 0 mm. 560 et une largeur au niveau des épaules qui va jusqu'à 0 mm. 350. Il a un épistome bien développé qui recouvre, comme un capuchon, le capitulum. Celui-ci est formé de mandibules (chélicères) sous forme de ciseaux dentés, de maxiles avec leur palpes et de la

lèvre inférieure. Sur les huits pattes, quatre appartiennent au céphalothorax et quatre à l'abdomen. Les épimères ont une autre disposition que celle indiquée par MICHAEL (op. cit.). En effet, les premiers épimères se rejoignent au sternum et forment un dessin qui rappelle la lettre Y. Les seconds épimères sont libres et présentent à leur base une petite ramification. Les 3mes et 4mes épimères sont également libres. Sur la ligne moyenne ventrale, au niveau des pattes 4 on voit les épimères de l'organe génital qui se dessinent comme une étoile à trois rayons. Entre les bases des pattes 1 et 2 il y a un stigmate ovale aux bords épais d'où part une trachée courte vers la base du capitulum.

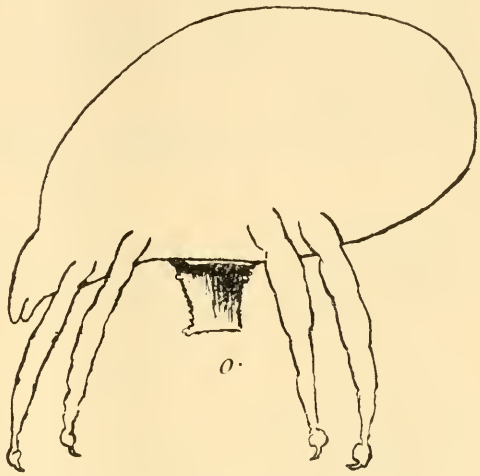


FIG. 6. — Femelle de *Tr. osmiae* au stade ovigère vue de profil oc. 3 obj. 3 Leitz, o = oviducte.

A la partie postérieure, l'abdomen présente une concavité au milieu de laquelle s'insère un tube copulateur court et cylindrique qui communique avec la poche spermatique. Les œufs fécondés sont rejetés par l'orifice génital ventral.

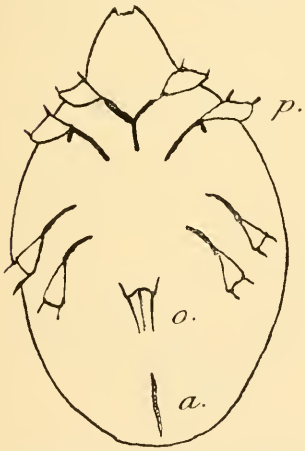


FIG. 7 — Adulte mâle de *Tr. osmiae*, vue ventrale de l'animal vivant (mêmes explications que dans la fig. 5).

Quand la femelle est dans le stade ovigère (fig. 6) on voit, sur sa face ventrale, l'oviducte comme un tube cylindrique sortant de l'orifice génital. C'est par ce tube que tombent les œufs mûrs et, à ce moment, le tube copulateur est fermé à l'extrémité.

Le tableau dichotomique de Tierreich fait par CANESTRINI et KRAMER (1899) n'est pas exact car il en résulterait que le Trichotarsus rentrerait dans la catégorie de ces genres qui ont : « ♀ mit genitalnäpfen ohne solche zapfenartig vorspringende kopulationsröhre ».

Ensuite d'après ce tableau on trouve : « Am stirnrande ein chitinisiertes

Band mit je einem Napf an jedem Ende » ce que je n'ai pu constater.

L'ANIMAL MALE (fig. 7) est plus petit que l'animal femelle ; il a jusqu'à 0 mm. 460 de longueur et 0 mm. 308 de largeur au niveau des épaules, il ressemble d'avantage à la nymphe et présente, sur la face ventrale, un long pénis derrière la ligne qui réunirait entres elles les bases de la quatrième paire de pattes.

Voici un tableau qui résume les caractères distinctifs entre ♂ et ♀.

♂	♀
corps petit	corps grand
organe génital vers la partie postérieure de l'abdomen.	organe génital vers la partie antérieure de l'abdomen.
corps arrondi à sa partie postérieure.	le corps présente à sa partie postérieure une concavité.
sans tube copulateur.	avec tube copulateur
la distance entre l'organe génital et l'anus est petite.	la distance entre l'organe génital et l'anus est grande.

Parmi les exuvies que nous trouvons répandues entre les grains de pollen, les exuires nymphales (fig. 8) méritent une grande attention. Elles ont gardé parfaitement la forme de la nymphe et présentent d'une façon constante une fente située à la partie postérieure de l'abdomen dans un plan sagittal. Les exuvies de la larve ont l'aspect de membranes irrégulièrement déchirées.

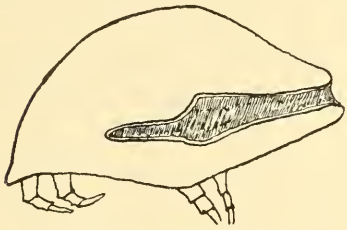


FIG. 8 — Exuvie nymphale de *Tr. osmiae*, vue de profil, oc. 3 obj. 3 Leitz.

L'HYPOPUS (fig. 9 et 10) est la phase la plus répandue que nous trouvions soit dans les nids, soit fixée sur les poils de l'abeille *Osmia*. Il a la forme rhomboïdale, il est aplati dans la direction dorso-ventrale, à une longueur approximative de 0 mm. 350 et une largeur de 0 mm. 250 et un appareil buccal rudimentaire.

Sur la face dorsale, il est jaune et la peau est épaissie en deux plaques de couleur rougeâtre, une plaque thoracique et une plaque abdominale dont le bord postérieur est plié en trois endroits. Sur la partie ventrale, on voit quatre paires de pattes, les épimères et la plaque aux ventouses. Les pattes 1, 2 et 3 ont la même structure et sont pourvues de griffes très crochues, tandis que la 4e paire de pattes est pourvue à l'extrémité d'un poil très

long dont l'animal se sert pour équilibrer ses mouvements. Si on coupe ce poil quand l'animal est couché sur son dos, il se retourne difficilement pour continuer son chemin.

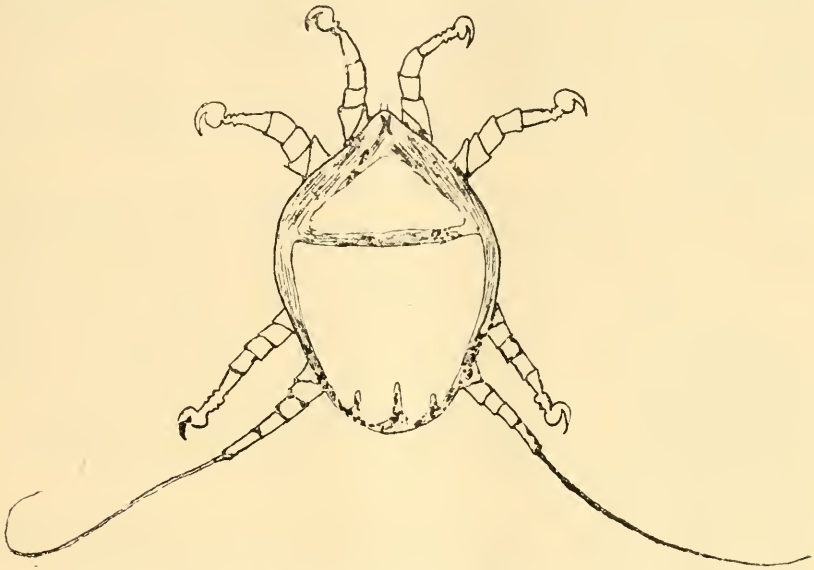


FIG. 9. — Hypopus de *Tr. osmiae*, vue dorsale oc. obj. 3 Leitz (préparation sous lamelle).

Les épimères ont une autre disposition que celle indiquée par MICHAEL. On voit deux épimères qui partant dela base de la patte 1, et se rejoignent sur la ligne moyenne en un sternum. Presque parallèlement à ces épimères on en voit encore deux de chaque côté liés entre eux et avec l'épimère 1 par un épimérite.

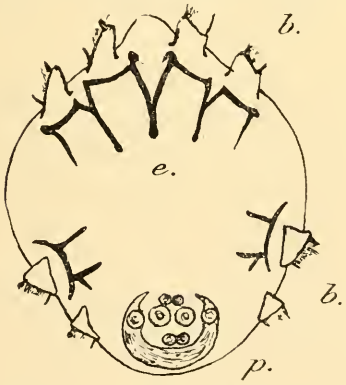


FIG. 10. — Hypopus de *Tr. osmiae*, vue ventrale oc. 3 obj. 3 Leitz (préparation sous lamelle) b = article basal des pattes, e = épimères et épimérites, p = plaque aux ventouses.

A la hauteur de la patte 3 on voit de même deux épimères parallèles liés par un épimérite.

La phase de *l'hypopus* a été la phase qu'on a le plus souvent décrite, et longtemps elle a été considérée comme la forme adulte. DUFOUR (1839) fut le premier qui l'a trouvée sur le métathorax de l'Osmia bicornis et l'Osmia fronticornis, et il l'a décrite sous le nom de *Trichodactylus osmiae*.

Dans la figure qui accompagne le texte de la description, il dessine à la

première, à la seconde et troisième paires de pattes deux griffes. Quoique Donnadieu (1868) ait corrigé cette erreur, Canestrini (1888) et Kramer (1899) ont persisté dans l'erreur de Dufour. Dans la publication, le « Tierreich » nous trouvons à la diagnose de l'hypopus de *Trichotarsus osmiae* : « An den 3 vorderen Beine je 2 Krallen». Plus tard, Giard (1900) a attiré l'attention sur cette erreur et il a refait le tableau d'après lequel on peut déterminer les espèces des hypopes du genre Trichotarsus.

La nymphe Kystique (fig. ii) est formée d'une exuvie nymphale sous laquelle on voit un kyste qui occupe presque toute la cavité et est libre de toute adhérence. A la partie postérieure, l'exuvie est chiffonnée. Le kyste est enveloppé d'une coque épaisse, son contenu a un aspect vésiculeux et à une des extrémités il présente quatre courtes épines ; il a une longueur de près de 270 μ et une largeur de près de 235 μ.

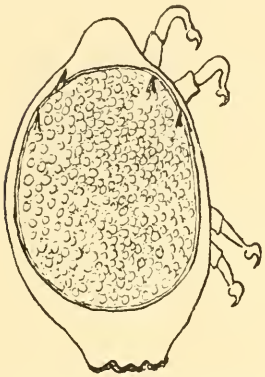


Fig. 11. — Nymphe kystique de *Tr. osmiae*, vu sur le vivant oc. 3 obj. 3 Leitz.

Voyons maintenant quels rapport il y a entre toutes ces phases que je viens de décrire.

Fumouze et robin (1867) décrivent en général les phases du développement des acariens : œuf, larve hexapode, nymphe octopode dépourvue d'organes sexuels et adulte sexué.

Claparéde (1868) considère le cycle évolutif de *Tyroglyphus* comme constitué de la manière suivante : œuf, larve hexapode, larve octopode (stade nymphal) possédant un orifice sexuel et à côté deux ventouses. La larve octopode peut, plus tard, se transformer en adulte femelle à 4 ventouses ou en hypopus à plusieurs ventouses. D'après cet auteur, l'hypopus est l'adulte mâle.

Mégnin)1872) dans son mémoire sur le *Tyroglyphus rostro-serratus* dit que la larve hexapode se transforme en nymphe octopode et que, plus tard, on voit apparaître les organes sexuels par lesquels on a les mâles et les nymphes pubères. La nymphe pubère après l'accouplement et la fécondation subit encore une mue, acquiert la grandeur normale et l'organe de ponte. Les mâles ne subissent pas cette dernière mue.

Kramer (1880) trouve chez le *Glyciphagus* quatre stades : premier stade larve hexapode sans ouverture sexuelle ; second stade, octopode à

ouverture sexuelle accompagnée de deux ventouses ; troisième stade, ouverture sexuelle accompagnée de quatre ventouses et enfin quatrième stade : c'est l'adulte. Entre ces stades intervient une mue ; on remarque que l'ouverture sexuelle apparait dans le second stade après la première mue. Donc le schèma de développement de MEGNIN à trois stades dont le second ne présente pas d'ouverture sexuelle chez la nymphe n'est pas général, mais susceptible d'exceptions.

D'après la description que nous venons de faire, il faut admettre, pour le *Trichotarsus osmiae*, trois phases : larve hexapode, nymphe octopode avec commencement d'organe sexuel et adulte.

MÉGNIN (**1873**) fut le premier qui cultiva expérimentalement le *T*yroglyphus rosto-serratus sur des débris de champignons. Il remarqua qu'au moment où les champignons commençaient à sècher, les tyroglyphes étaient remplacés par des hypopes, mais que, s'il renouvelait la provision de champignons et que, par conséquent, si le milieu redevenait humide, les hypopes disparaissaient, ils étaient remplacés par les tyroglyphes. *Donc les nymphes de Tyroglyphus peuvent se transformer en hypopes et vice-versa.*

Au point de vue du rôle des hypopes, MÉGNIN (**1874**) dit : « Ce n'est autre chose qu'une nymphe cuirassée, adventive, hétéromorphe, chargée de la conservation et de la dissémination de l'espèce acarienne à laquelle elle appartient ».

Mais MICHAEL (**1884**) a prouvé expérimentalement que ce n'est pas dans de mauvaises conditions, mais quand les colonies d'Acares prospèrent que les hypopes se multiplient avec le plus d'intensité et, plus tard, MONIEZ (**1892**), a constaté chez le *Tyroglyphus mycophagus* que l'apparition des hypopes avait lieu parallèlement au développement des individus : « Notre observation corrobore donc absolument celles de MICHAEL et, en somme, il faut admettre que le stade hypope est un stade normal, qui n'a rien à voir avec les conditions de milieu et qui, par conséquent, ne se montre pas seulement lors de la dissécation ou de l'épuisement du milieu nutritif ; toutefois, — et c'est là la raison d'être et la propriété de cet état larvaire — quand ces conditions défavorables se produisent, seuls les individus qui, à ce moment précis, se trouvent au stade hypope, peuvent les subir et y résister pendant longtemps, alors que tous les autres individus sont détruits ».

Chez le *Trichotarsus osmiae*, nous avons eu l'ocasion de constater que dans son cycle évolutif, les hypopes paraissent plus tard et qu'ils provien-

nent de la transformation des nymphes (fig. 12). L'hypopus n'est qu'une phase de dissémination de l'espèce ; je ne puis admettre cette opinion de Mégnin que ce soit une phase de conservation : «l'hypope remplit en un mot, à l'égard du Tyroglyphe, le même rôle que les kystes de conservation de M. Gerbe remplissent à l'égard des infusoires du genre Kolpode» (mémoire de **1873**). Nous rejetons cette opinion : premièrement, parce que les hypopes ne peuvent pas résister longtemps, comme les kystes des infusoires par exemple ; et, secondement, parce que nous avons eu l'occasion de découvrir la véritable phase de conservation : la *nymphe kystique.*

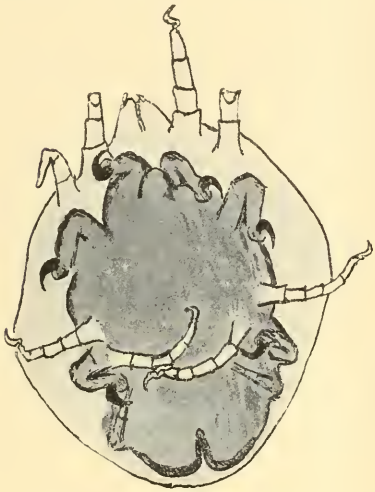


Fig. 12. — L'hypopus de *Tr. osmiae* résultant de la transformation de la nymphe oc. 3 obj. 3 Leitz (préparation sous lamelle).

Entre les phases de l'évolution des acariens, il y a une mue ; mais, en même temps, il s'opère une transformation de l'individu car tous les organes se fusionnent sous l'exuvie en une espèce d'œuf qui, plus tard, deviendra la prochaine phase évolutive. Supposons qu'une telle transformation ait lieu après le stade nymphe et qu'en ce moment, se réalisent surtout des conditions de sécheresse, c'est alors autour de l'œuf central qu'il se forme une coque épaisse et nous obtenons ainsi la nymphe kystique.

La nymphe kystique est capable de résister des années entières à la sécheresse. Sitôt que nous la mettons dans des conditions favorables d'humidité, elle continue à se développer.

Au point de vue morphologique, la nymphe kistique est une nymphe sur le point de se transformer en adulte, mais arrêtée dans son développement, au point de vue biologique, elle est comparable aux kystes des protozoaires ; c'est une *nymphe reviviscente* dont le rôle est la conservation de l'espèce.

Au point de vue du rôle du *Trichotarsus osmiae* dans l'économie de la nature, il se nourrit de substances végétales, avec le pollen des cellules des nids *d'Osmia.* Quelquefois dans la même cellule l'acarien se développe à côté de l'abeille, dans ce cas, c'est un commensal, d'autre fois, par sa

présence dans une cellule, il empêche le développement de l'abeille ; c'est alors un parasite.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1885. Canestrini e Berlese. Nota intorno a due Acari poco Conosciuti (*Atti Soc. Veneto-Trent* vol. IX).

1888. Canestrini G. Prospetto dell'Acarofauna Italiana.

1888 *a* Canestrini G. Tiroglifidi.

1899. Canestrini *und* Kramer. Demodicidae und Sarcoptidae. (*Das Tierreich* 7 Lieferung).

1868. Claparède E. Studien an Acariden. (*Zeitschr f. wiss. Zoologie* Bd 18).

1868. Donnadieu. Recherches Anat et Zool. sur le genre Trichodactyle (*Ann. Sc. Nat.* ser. V, vol. X).

1839. Dufour L. Description et figure de quelques parasites de l'ordre des Acariens (*Ann. Sc. Nat.* ser. II, vol XI)..

1867. Fumouze et Robin. Mémoire anat. et Zoologique sur les Acariens des genres *Cheyletus*, *Glyciphagus* et *Tyroglyphus*. (*Journal Anat. et Physiol.* Année 4).

1844. Gervais. Walckenaers Ins, Apt. vol III.

1900. Giard A. Sur un nouveau Tyroglyphyde (*Trichotarsus manicati* nsp) parasite *d'Anthidium manicatum* et sur le genre *Trichotarsus* (*Bull. Soc. Ent. France* 1900).

1880. Kramer P. Ueber die postembryonale Entwicklung, bei der Milbengattung *Glyciphagus*. (*Archiv für Naturgeschichte* Jahrg. 46).

1873. Mégnin P. Mémoire anatomique et zoologique sur un nouvel acarien de la famille des Sarcoptides. *Le Tyroglyphus rostro-serratus* et sur son hypopus. (*Journal de l'Anat et de la Physiologie*, Année 9).

1874. Mégnin P. Mémoire sur les hypopus. (*Journal de l'Anat. et de la Physiologie* Année 10).

1884. Michael A. D. On the Hypopi Question or life-history of certain Acarina. (*Linnaean Society's Journal*, Zoology XVII).

1892. Moniez R. Contribution à l'histoire naturelle du *Tyroglyphus mycophagus*. (*Mémoires de la Soc. zoologique de France*, Tome V).

1903. Michael A. D. British Tyrolyphidae, Vol II.

TABLE SPÉCIALE DES NOTES ET REVUE

1913. — Tome 52.

Articles originaux

Dubosq (O.) et Lebailly (C.). — Sur les Spirochètes des Poissons (Deuxième note) (*avec* 7 *fig.*), p. 9.

Keilin (D.). — Sur diverses glandes des larves de Diptères ; glandes mandibulaires, hypodermiques et péristigmatiques (Note préliminaire) (*avec* 4 *fig.*), p. 1.

Popovici-Baznosanu (A.). — Étude biologique sur l'Acarien *Trichotarsus osmiae*, Dufour (*avec* 12 *fig.*), p. 32.

Trégouboff (*G.*). — Sur un Chytridiopside nouveau, *Chytridioides schizophylli* n. g., n. sp., parasite de l'intestin de *Schizophyllum mediterraneum* Latzel. (*avec* 2 *fig.*), p. 25.

V

ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE
Tome 52, p. 1 à 11, pl. I
15 Mai 1913

L'APPAREIL FIXATEUR DE L'ŒUF DU KURTUS GULLIVERI

PAR

FRÉDÉRIC GUITEL

Professeur à la Faculté des Sciences de Rennes.

M. le Professeur Max Weber a fait connaître récemment dans un très intéressant petit mémoire (1910), le cas curieux du *Kurtus Gulliveri*, de Castelnau, de la Nouvelle-Guinée, dont le mâle transporte sa ponte en forme de besace en la fixant à un anneau osseux que présente son supra-occipital.

Dans le but d'étudier les organes qui maintiennent les œufs du *Kurtus* réunis en masse, j'ai demandé à M. Max Weber de vouloir bien consentir à me prêter l'une des deux pontes qu'il possède, ce qu'il a fait avec la plus parfaite amabilité sans se laisser aucunement arrêter par l'excessive rareté de l'objet dont il lui était demandé de se séparer momentanément. Je suis heureux d'adresser ici à M. Max Weber mes plus chaleureux remerciements.

Pour rendre la présente Note intelligible, il est indispensable que nous donnions une citation assez longue, empruntée au travail que nous venons de citer, ainsi que la reproduction des deux figures (1) qui l'accompagnent.

« La connaissance de l'un des cas les plus remarquables de soins « donnés aux œufs par les parents est due aux deux glorieuses expédi- « tions faites dans le sud de la Nouvelle-Guinée hollandaise sous la « direction de M. H. A. Lorentz. Ces deux expéditions avaient leur base

(1) Sur la demande de M. Max Weber l'Académie des Sciences d'Amsterdam a bien voulu consentir à nous prêter les clichés de ces deux figures ce dont nous lui sommes très reconnaissant.

« d'opérations dans la rivière Lorentz (Noord) qui a été remontée très « haut et qui a eu sa faune ichthyologique entièrement étudiée. C'est « alors que le *Kurtus Gulliveri* de CASTELNAU, qui est remarquable aussi « bien par sa forme que par son organisation interne, a été découvert « dans cette rivière; autrefois, il n'était connu que de la rivière Norman « et de la rivière Strickland. Cette dernière est un affluent de la rivière « Fly, en Nouvelle-Guinée anglaise. Une seconde espèce : le *Kurtus* « *indicus*, qui est beaucoup plus petit (des specimens de 430 millimètres « de longueur du *Kurtus Gulliveri* ont été rapportés) vit près des côtes « de l'Archipel indien et de l'Inde « anglaise. Ils forment ensemble la « petite famille des *Kurtidæ* avec « l'unique genre *Kurtus*, dont l'une « des caractéristiques est que le mâle, « quand il est adulte, a sur son occi- « put un crochet osseux qui est re- « courbé en avant (fig. I *h*). Il pro- « vient du supra-occipital et porte « les restes de rayons épineux dor- « saux rudimentaires. Les femelles « n'ont aucune trace de cet appareil; « chez le mâle, il se développe gra- « duellement pendant la période « d'accroissement et semble n'at- « teindre sa taille définitive que « pendant la reproduction, quand la « peau située autour du crochet se gonfle en manière d'écorce. Quoi « qu'il en soit, dans le *Kurtus Gulliveri*, l'extrémité du crochet devient « de cette manière si large que, comme il se replie en bas et en avant, « il touche presque la tête et, de cette manière, forme un œil dans lequel « les œufs sont portés. Cela a lieu au moyen d'un cordon arrondi qui est « fermement soutenu par l'œil mentionné ci-dessus et qui se ramifie de « chaque côté en grosses branches, puis en plus fines et finalement en très « fines fibres aux extrémités desquelles sont fixés les œufs, chacun dans sa « membrane, forte, mais transparente.

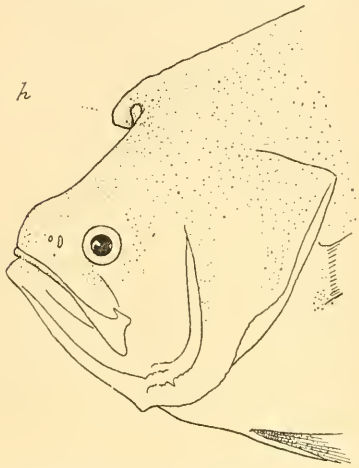


FIG. I. Tête d'un *Kurtus Gulliveri* mâle vue de profil pour montrer l'anneau osseux (*h*) du supra-occipital dans lequel passe le gros cordon réunissant les deux moitiés de sa ponte. Réduction : 2,5 diamètres environ. D'après MAX WEBER (1910).

« Les œufs, dans leur ensemble, forment une masse plus ou moins « arrondie qui repose de chaque côté sur la tête du mâle (fig. II, *e*). Les « œufs se développent en ce point jusqu'à ce qu'ils soient éclos. Dans

« l'une des deux grappes que j'ai eues à ma disposition, les œufs avaient « déjà atteint un stade dans lequel les jeunes poissons avaient des yeux, « une queue bien développée et le sac vitellin sur le point de disparaître ».

La ponte du *Kurtus Gulliveri* rappelle, à certain point de vue, celle d'un Blenniidé de la Méditerranée, le *Clinus argentatus* Risso, que j'ai décrite il y a quelques années (1893). Cette dernière consiste en une masse d'œufs déposée dans les *Cystoseira* et rattachée aux rameaux de ces algues par les filaments d'appareils fixateurs d'origine folliculaire fortement adhérents à la *zona radiata* (1) et bifurqués à une petite distance de leur insertion sur cette membrane. Ces filaments, enchevêtrés d'une manière très compliquée, réunissent les œufs constituant la ponte en une masse globuleuse de quelques centimètres de diamètre.

Il était intéressant de rechercher si les œufs du *Kurtus Gulliveri*, réunis entre eux par de nombreux cordons filamenteux et si singulièrement transportés par le mâle, ne présenteraient pas une particularité analogue.

On verra que la présente Note confirme absolument cette intuition.

Les œufs que nous avons examinés étaient conservés depuis environ deux ans dans l'alcool à 70°. Leur forme se rapproche de celle d'un ellipsoïde à trois axes inégaux. L'axe qui se trouve dans le prolongement du cordon réunissant l'œuf à la masse de la ponte, est le plus petit des trois : il mesure à très peu près 200 μ. Les deux autres varient dans des limites assez étroites et mesurent en moyenne l'un 225 μ, l'autre 245 μ.

Les cordons qui réunissent chacun des œufs à la masse de la ponte, considérés à une certaine distance de l'œuf auquel ils appartiennent, ont un diamètre qui mesure ordinairement de 75 à 90 μ ; mais qui peut atteindre 125 μ et descendre au contraire à 65. Ces cordons sont constitués par un grand nombre de fins filaments qui viennent se fixer à la coque de l'œuf sur une calotte dont le bord est sensiblement circulaire et oscille entre 400 et 440 μ de diamètre ou bien elliptique et compris entre 400 sur 385 et 455 sur 390 μ.

Le micropyle est situé exactement au centre de cette calotte de telle sorte qu'on peut dire que l'appareil fixateur des œufs est périmicropylaire.

Les filaments constituant les cordons suspenseurs des œufs présentent la forme de rubans aplatis, plus ou moins tordus sur eux-mêmes, dont la

(1) Il est probable que ces filaments n'adhèrent pas directement à la *zona radiata*, mais qu'ils lui sont réuni par l'intermédiaire d'une membrane dont ils ne sont que des dépendances et qui doit avoir la même origine qu'eux comme c'est le cas, par exemple, dans le *Gobius minutus*.

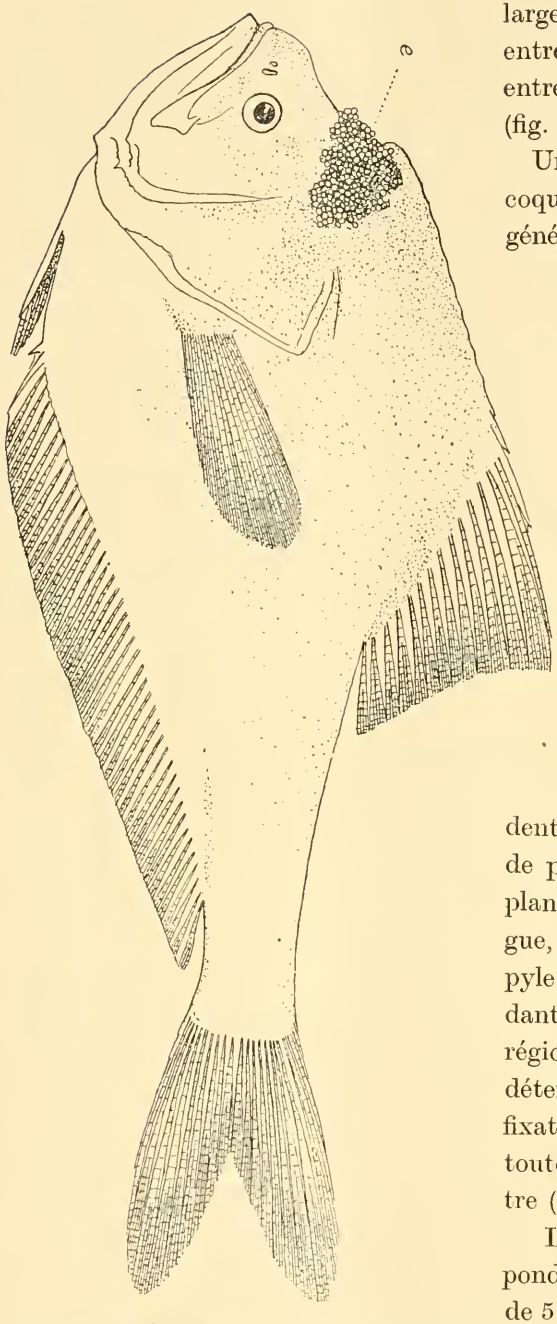


FIG. II. *Kurtus Gulliveri* mâle portant sa ponte (*e*) retenue sur sa tête par le crochet osseux de son supra-occipital. Réduction : 2,5 diamètres environ. D'après Max WEBER (1910).

largeur oscille généralement entre 12 et 24 μ et l'épaisseur entre 2 et 3 μ ou un peu plus (fig. III *fc*. fp).

Un peu avant d'aborder la coque de l'œuf (80 à 125 μ en général), les filaments changent de forme, leur largeur diminue, tandis que leur épaisseur augmente. Leur section d'aplatie qu'elle était (fig. III *a*) devient ovale (*b*) et mesure alors en moyenne de 9 à 11 μ sur 7 μ.

En abordant la coque, le filament s'aplatit de nouveau, mais dans une direction perpendiculaire à celle de l'aplatissement précédent (*el*), en formant une sorte de pied très mince, dont la plante, très étroite et très longue, s'étend jusqu'au micropyle. Ce pied présente, pendant son long trajet, cinq régions assez différentes qui déterminent dans la rosette fixatrice autant de zones ayant toutes le micropyle pour centre (fig. III, 1 à 5 et fig. 1 Pl. I).

La première région correspondant au talon (*t*, 1) mesure de 5 à 5,5 μ de largeur et reste sensiblement droite, puis vient une région dans laquelle le

pied décrit trois ou quatre sinuosités assez régulières (2). Après ces sinuosités, il redevient à peu près droit, sa largeur se trouve déjà réduite à 2 μ et il se rapproche de plus en plus de l'un de ses voisins avec lequel il ne tarde pas à s'anastomoser, c'est la troisième région (3). Après cette anastomose, il ne mesure pas beaucoup plus d'un μ et décrit deux ou trois sinuosités qui constituent sa quatrième région (4) (1). Enfin, il se termine par une nervure d'une extrême finesse qui constitue sa cinquième région (5). (Voir la fig. III ainsi que les figures 1 et 2 Pl. I).

On peut assigner les longueurs suivantes à ces cinq régions : la première 40 μ, la seconde 55 μ, la troisième 40 μ, la quatrième 20 μ et enfin la cinquième 40 μ. Ces longueurs ne peuvent, bien entendu, être qu'approximatives puisque les limites entre les différentes régions sont arbitraires et que les longueurs de celles-ci varient dans une certaine mesure.

Les deux photographies annexées à cette Note (fig. 1 et 2 Pl. I) montrent très nettement les cinq régions que nous venons de décrire, déterminant cinq zones autour du micropyle. Ces cinq régions portent les chiffres 1 à 5 sur la figure III.

En résumé, chaque filament fixateur comporte une partie fixe en forme de pied adhérant à l'œuf et une autre mobile en forme de ruban plus ou moins tordue sur elle-même. Si l'on fait abstraction de cette torsion, on voit que chaque filament est symétrique par rapport à un plan qui est un plan méridien de l'œuf et qui passe par le pôle micropylaire de ce dernier.

La partie mobile du filament est affectée d'un aplatissement perpendiculaire au plan de symétrie de ce dernier, tandis que l'aplatissement qui fait suite au précédent et qui affecte la région en continuité immédiate avec la plante du pied (2) s'effectue dans le plan de symétrie du filament.

La plante du pied, par laquelle chaque filament adhère à l'œuf, matérialise l'intersection du plan méridien contenant ce filament avec la surface de l'œuf.

Les pieds ne sont pas tous conjugués comme ceux que nous venons de décrire. On en rencontre quelques-uns, assez rares d'ailleurs, qui restent isolés et s'étendent, comme les conjugués, dans toute la longueur du rayon de la rosette fixatrice.

Mais indépendamment de ces pieds isolés exceptionnels, qui se comportent en somme comme les conjugués, il en existe d'autres qui présen-

(1) Cette quatrième région ne présente pas toujours des sinuosités très accentuées ; elle peut même en être totalement dépourvue. Cette particularité varie avec les œufs.

(2) Cette région correspond au cou-de-pied si l'on veut poursuivre la comparaison indiquée au début de cette description (fig. III *el*).

tent une manière d'être spéciale et constante et qui appartiennent à des filaments qu'on pourrait appeler *intermédiaires*. Ils sont tous en effet réduits à leur première région, c'est-à-dire au talon et situés à la même distance du micropyle que le talon des conjugués ; mais ils occupent par rapport à ces derniers une position sujette à quelque variation. Les uns, et ce sont les plus nombreux, viennent s'insérer dans l'angle que forment

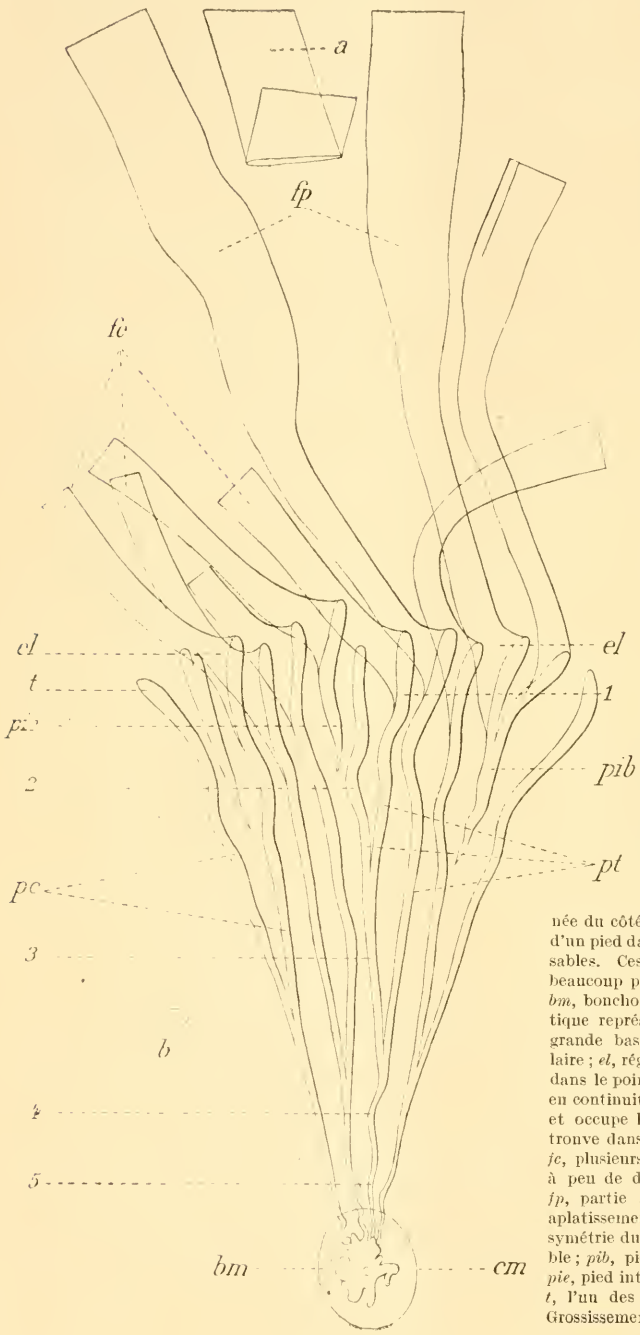


FIG. III. Un secteur de la rosette fixatrice périmicropylaire d'un œuf de *Kurtus Gulliveri*. — *a*, un fragment de la partie distale d'un filament plié sur lui-même ce qui permet de le voir en coupe optique ; *b*, coupe d'un filament dans la région située entre la partie distale très aplatie (*fp*) et la partie proximale en forme de cou-de-pied (*el*). Cette coupe est aplatie, elle aussi, et sa face convexe est tournée du côté du micropyle ; 1 à 5, les cinq régions d'un pied dans lequel elles sont bien reconnaissables. Ces régions se distinguent souvent beaucoup plus nettement les unes des autres ; *bm*, bouchon micropylaire ; *cm*, fine ligne elliptique représentant le contour probable de la grande base (externe) du bouchon micropylaire ; *el*, région élargie proximale d'un filament dans le point où il se fixe sur l'œuf. Elle est en continuité avec le talon du pied du filament et occupe la position du cou-de-pied. Elle se trouve dans le plan de symétrie du filament ; *fc*, plusieurs filaments coupés transversalement à peu de distance de leur point de fixation ; *fp*, partie aplatie distale des filaments ; son aplatissement est perpendiculaire au plan de symétrie du filament ; *pc*, pied conjugué ou double ; *pib*, pied intermédiaire interne bifurqué ; *pie*, pied intermédiaire externe ; *pt*, pied triple ; *t*, l'un des deux talons d'un pied conjugué. Grossissement 400 diamètres.

entre eux deux pieds conjugués ; nous les désignerons sous le nom de *intermédiaires internes* (*pib* fig. III et fig. 1 Pl. I). Les autres, beaucoup plus rares que les premiers, se trouvent insérés entre les deux plantes contiguës de deux paires de pieds conjugués, ce sont les *intermédiaires externes* (*pie*).

Enfin, on observe aussi des pieds anastomosés par trois (*pt*) ou même par quatre, ce qui est beaucoup plus rare. Les pieds triples peuvent être dus à l'anastomose d'un simple et d'un conjugué ou plus fréquemment à celle d'un conjugué avec son intermédiaire interne qui se prolonge jusqu'à la rencontre de l'une des deux branches du conjugué.

Les pieds quadruples sont généralement dus à l'anastomose de deux conjugués dans leur cinquième région.

Le nombre exact des filaments intermédiaires est difficile à évaluer exactement. Il faut tout d'abord faire observer que, dans les préparations montées entre lame et lamelle sans précautions spéciales, la compression exercée par la lamelle applique la région initiale de la partie mobile des filaments (*el*) sur la zone des talons de la rosette fixatrice. Les talons des filaments intermédiaires se trouvent ainsi masqués et ils passent alors presque tous inaperçus, car, comme nous l'avons fait remarquer, ils ne se prolongent pas vers le micropyle comme ceux des pieds conjugués. Pour les étudier, il faut les examiner ou bien sur des pièces non montées ou bien sur des pièces n'ayant subi qu'une compression ne dépassant pas une certaine valeur.

Le montage de ces pièces est extrêmement délicat ; elles montrent nettement que si les intermédiaires externes sont tout à fait exceptionnels, les internes sont au contraire presque constants, c'est-à-dire qu'un de ces organes est en général annexé à chaque couple de pieds conjugués.

Dans certaines rosettes, les talons intermédiaires internes ne sont pas simples mais bifurqués du côté externe (*pib* fig. III), et un filament libre se trouve en continuité avec chacune des branches de bifurcation du talon.

Par opposition avec les intermédiaires, les conjugués sont toujours très faciles à compter exactement et leur nombre ne varie que dans des limites assez rapprochées.

Dans le tableau suivant on a réuni les nombres observés sur 17 rosettes fixatrices.

Dans la première colonne sont indiqués les filaments simples. Dans la seconde, les conjugués et dans la troisième, les triples.

Pour obtenir les nombres contenus dans la quatrième colonne du tableau, on a multiplié par deux les nombres se rapportant aux filaments conjugués, par trois ceux des filaments triples et additionné les trois colonnes.

Mais il faut ajouter aux chiffres ainsi obtenus environ trente filaments intermédiaires, quand les talons intermédiaires sont simples et 60, quand ceux-ci sont bifurqués.

SIMPLES	DOUBLES	TRIPLES	
0	36	1	75
0	32	4	76
0	38	1	79
1	38	0	77
0	36	1	65
2	40	0	82
0	41	0	82
1	40	0	81
2	39	0	80
1	39	0	79
0	35	3	82
0	38	0	76
0	34	4	80
1	34	2	75
0	37	1	77
2	37	1	79
1	37	1	78

En résumé, l'œuf du *Kurtus Gulliveri* est rattaché à la ponte à laquelle il appartient par un cordon qui, à sa naissance, comporte de 110 à 140 filaments, chiffres moyens et approximatifs.

Dans toutes les rosettes fixatrices, on constate la présence de très nombreux granules de dimension variable qui se trouvent intercalés dans les intervalles des plantes des filaments fixateurs. Nous supposons que ces granules ne sont autre chose que de fines particules sédimentaires qui s'accolent à l'appareil fixateur au moment de l'expulsion des œufs (1).

Nous avons dit que l'appareil fixateur de l'œuf du *Kurtus Gulliveri*

(1) Mon collègue M. Kerforne, de la Faculté des Sciences de Rennes, a bien voulu se charger de l'examen de ces particules. Il a reconnu qu'un certain nombre d'entre elles agissent sur la lumière polarisée et doivent être considérées comme constituées par de fines particules minérales.

est périmicropylaire. Voici quelles observations nous avons pu faire sur la région micropylaire de cet œuf.

Quand on examine un œuf de *Kurtus Gulliveri* sous le microscope de manière à apercevoir l'appareil fixateur de profil, on constate que le point où se trouvait le micropyle est situé au sommet d'une élevure conique très surbaissée à sommet arrondi. L'examen en surface de la rosette fixatrice au moyen d'un appareil binoculaire confirme ce fait (1).

Dans le point où devait se trouver le micropyle, on découvre une aire limitée par un contour très fin (*cm* fig. III), très régulier, presque toujours ovale, rarement presque circulaire. Dans le premier cas, ses dimensions sont généralement 37 sur 33 μ ; mais elles s'élèvent parfois à 41 sur 35 ou même 37 μ.

Dans le centre de cet espace ovale très régulièrement limité, on observe une partie irrégulièrement étoilée (*bm*) plus réfringente que les parties environnantes.

Voici comment nous croyons pouvoir interpréter ces apparences.

Les coupes montrent que le micropyle affecte la forme d'un tronc de cone à bases très inégales, la plus grande étant externe. Elles nous enseignent en outre que dans les œufs embryonnés le micropyle est obturé par un bouchon tronconique.

Le contour ovale dont il a été question plus haut doit représenter l'orifice externe du micropyle et correspondre par conséquent à la grande base du tronc de cone micropylaire.

Il est vrai de dire que la grande base du bouchon micropylaire est un peu plus petite sur les coupes que le contour ovale dont il s'agit ; mais cela tient probablement à la rétraction subie par la substance de la coque au cours des manipulations indispensables à la confection des coupes.

Quant à la région irrégulièrement étoilée qui occupe l'axe du bouchon micropylaire, elle doit être due à l'existence d'une substance spéciale dans cette région. Le bouchon présente d'ailleurs une légère dépression occupant le milieu de sa face externe et des inclusions qui dénotent un manque certain d'homogénéité.

Il nous reste maintenant à examiner la manière dont se comportent les cordons suspenseurs des œufs au delà de la rosette fixatrice.

Nous avons vu que ces cordons ont un diamètre moyen d'environ 90 μ.

(1) Cette disposition rend impossible la mise au point rigoureuse de la rosette fixatrice tout entière. Quand le micropyle est exactement au point, les pieds des filaments fixateurs ne peuvent y être, et réciproquement. Cette circonstance explique le manque de netteté de certaines parties des photographies annexées à ce travail. On a dû adopter une mise au point moyenne pour obtenir le plus possible de parties visibles dans une même figure.

Ils ne restent pas isolés sur une grande longueur, car après un trajet qui varie entre 0,5 et 2,5 millimètres, ils se réunissent à ceux des œufs voisins et s'enchevêtrent entre eux de manière à former des faisceaux de plus en plus volumineux (fig. 3, Pl. 1) dans lesquels on les trouve ou bien tordus d'une manière souvent fort régulière ou bien disposés parallèlement (surtout dans les très gros faisceaux) ou encore enchevêtrés d'une manière plus ou moins compliquée.

Les deux moitiés de la ponte sont réunies par un volumineux cordon passant dans l'anneau du supra-occipital (fig. 1, *h*) et ayant environ 7,5 millimètres de longueur (fig. 3, Pl. 1). Sa section transversale affecte la forme d'une ellipse dont le grand axe parallèle au profil médian de la tête mesure 4,5 millimètres de longueur, tandis que le petit, normal à ce profil, n'a que 3 millimètres.

Entre cet énorme cordon médian et les cordons élémentaires de 90 à 100 μ de diamètre, tous les intermédiaires s'observent. Nous n'avons pas voulu endommager une pièce jusqu'ici rarissime pour vérifier l'autonomie des cordons élémentaires contenus dans les cordons les plus volumineux ; mais nous avons pu constater cependant qu'un cordon ayant une section d'un millimètre de diamètre ne comptait pas moins de trente cordons élémentaires faciles à mettre en évidence par dissociation sous la loupe.

Nous avons pu constater en outre que les plus volumineux cordons et le cordon médian lui-même, sont constitués par des éléments tout à fait identiques à ceux qui entrent dans la constitution des cordons de section moins grande (1).

De cette constitution et des dimensions de la ponte, il résulte que beaucoup de cordons élémentaires doivent mesurer jusqu'à deux et même trois centimètres de longueur. On pourra se demander comment le follicule d'un œuf mesurant à peine un quart de millimètre de diamètre peut donner naissance à une pareille masse de filaments. Le cas du *Clinus argentatus* déjà cité, nous permet de comprendre cette disproportion et d'en proposer une explication.

En effet, dans l'œuf ovarien de cet animal « les faisceaux de filaments « fixateurs sont appliqués sur la surface de la membrane vitelline et font « plusieurs fois le tour de l'œuf, de telle sorte qu'en certains points on « trouve trois couches de filaments se croisant sous différents angles. « Toute la surface de l'œuf est ainsi couverte par ces sortes de bandeaux

(1) Si les éléments constituant le cordon médian sont espacés de la même manière que dans le cordon d'un millimètre que nous avons pu dissocier, le premier ne doit pas contenir moins de 400 cordons élémentaires.

« ondulés formés aux dépens de la chevelure que constituent les filaments « (F. Guitel **1893**, p. 336). »

Il semble très probable que la disposition réalisée dans le *Clinus* ou une disposition analogue doit aussi se rencontrer dans l'œuf ovarien du *Kurtus Gulliveri*.

MÉMOIRES CITÉS

1910. — Weber (Max). A new case of parental care among Fishes *Koninklijke Akademie van Vetenschappen te Amsterdam. Proceedings of the Section of Sciences.* Vol. XIII, 1910, p. 583 à 587.

1893. — Guitel (Frédéric). Observations sur les mœurs de trois Blenniidés *Clinus argentatus*, *Blennius Montagui* et *Blennius sphynx* (*Arch. de Zool. exp. et gén.* (3) Vol. I, 1893, p. 335).

EXPLICATION DE LA PLANCHE I

Fig. 1. Rosette fixatrice d'un œuf de *Kurtus Gulliveri* (La mise au point a été faite de manière à laisser distinguer aussi nettement que possible les filaments intermédiaires). En dehors de la rosette, on aperçoit les filaments constituant le cordon qui rattache l'œuf à la masse de la ponte. Ces filaments ont été séparés les uns des autres et rejetés dans toutes les directions dans le plan de la rosette et en dehors d'elle afin de ne rien laisser qui puisse la masquer. Le bord externe un peu flou de la rosette est constitué par les parties initiales des filaments qui se sont appliquées les unes sur les autres quand les filaments primitivement perpendiculaires au plan de la rosette ont été rabattus dans le plan de cette dernière. Les pieds conjugués sont très visibles et, dans l'intervalle de leurs deux branches, se voient en beaucoup de points un talon intermédiaire. Les cinq zones des pieds conjugués sont bien visibles et sont de la périphérie au centre: 1) talon presque droit quelquefois masqué ici vers l'extérieur par les filaments rabattus, 2) partie sinueuse double, 3) partie droite conjuguée, 4) partie sinueuse simple, 5) partie simple terminale très fine. La région traversée par les cinquièmes zones est marquée de stries dont beaucoup sont indépendantes de celles auxquelles donnent lieu ces cinquièmes zones. Ces stries sont souvent orientées autrement que dans le sens radial. Enfin, au centre se trouve le contour ovale du bouchon micropylaire qui, par exception, offre ici un double contour. Dans la partie centrale de ce dernier on voit l'étoile irrégulière qui, n'étant pas au point, est peu distincte. Grossissement 189 diamètres.

Fig. 2. Région centrale de la rosette fixatrice de l'œuf de *Kurtus Gulliveri* (La mise au point a été faite de manière à montrer nettement les détails de la région la plus voisine du centre). On distingue en effet le contour micropylaire en dedans duquel se trouve, bien visible, l'étoile irrégulière du bouchon micropylaire. En dehors se trouve la cinquième zone des filaments marquée de nombreuses stries qui s'étendent jusque sur le bouchon micropylaire. Plus en dehors encore la quatrième zone très sinueuse ici et enfin la troisième dans laquelle les pieds des filaments convergent avant de s'anastomoser. Cette zone n'est pas exactement au point. Grossissement 195 diamètres.

Fig. 3. Ponte de *Kurtus Gulliveri*. Entre les deux groupes d'œufs se voit le volumineux cordon qui se trouvait engagé dans l'œil que forme le supra-occipital sur la face dorsale de la tête du mâle. En plusieurs points des cordons élémentaires ou des cordons d'un ordre plus élevé sont bien visibles. Grandeur naturelle.

ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE
Tome 52, p. 13 à 304, pl. II à XIII.
30 Juin 1913

RECHERCHES SUR LA SPERMATOGÉNÈSE DES BATRACIENS ET LES ÉLÉMENTS ACCESSOIRES DU TESTICULE

PAR

le Docteur CHRISTIAN CHAMPY

Professeur agrégé à la Faculté de médecine

TABLE DES MATIÈRES

Pages

INTRODUCTION 15
MÉTHODES DE RECHERCHE 17

PREMIÈRE PARTIE : DÉVELOPPEMENT DE LA GLANDE GÉNITALE MALE.
A. Glande génitale embryonnaire 22
a. Origine des cellules sexuelles : 1° *Origine première des gonocytes* (p. 22) ; 2° *Ebauche génitale impaire* (p. 23) ; 3° *Ebauche paire secondaire* (p. 24) ; 4° *Lignées accessoires de gonocytes* (p. 26) ;
b. Origine des éléments accessoires du testicule (p. 28) ; c. Différenciation des sexes (p. 30) ; d. Origrine des voies efférentes (p. 33).
B. Glande génitale depuis la métamorphose jusqu'à l'état adulte 34
a. Différenciation des éléments accessoires. Formation des tubes séminifères (p. 34) ; b. Préspermatogénèse (p. 36).

DEUXIÈME PARTIE : ANATOMIE MICROSCOPIQUE ET ÉVOLUTION SAISONNIÈRE DU TESTICULE.
A. Constitution du testicule et mode de régénération 40
B. Epoque de la spermatogénèse 43
C. Préspermatogénèse annuelle 47
RÉSUMÉ 51

TROISIÈME PARTIE : LES CELLULES MÈRES INDIFFÉRENTES OU GONIES PRIMITIVES.
A. Evolution et classification des spermatogonies 52
Développement des gonies primitives 54
B. Les gonies I chez diverses espèces 56
Formes des gonies et plus spécialement de leur noyau ; Salamandres (p. 56) ; Tritons (p. 58) ; Axolotl (p. 58) ; Bombinators (p. 59) ; Rainette (p. 60) ; Grenouilles (p. 61) ; Alytes (p. 61) ; Conclusion (p. 62).
C. Etude cytologique des gonies primitives 63
a. Le noyau : 1° *Etats divers chez une même espèce* (p. 63) ; 2° *la chromatine*, incertitude des images chromatiques, variation avec les fixations (p. 68) ; 3° *le suc nucléaire* (p. 69) ; 4° *les nucléoles*, structure (p. 69) ; variations spécifiques (p. 72) ; rapports avec le cytoplasme (p. 72) ; déplacements du nucléole (p. 74) ;
b. Le cytoplasme : 1° *les mitochondries :* aspect, groupements, variations (p. 76) ; 2° *les corps*

Pages

pyrénoïdes : structure, évolution, multiplication (p. 81) ; 3° *granulations mises en évidence par l'iodure d'osmium* (p. 83) ; 4° *granulations colorables par les colorants vitaux* (p. 85) ; 5° *enclaves graisseuses* (p. 86) ;

c. Le centre cellulaire : aspect, situation (p. 88), déplacements (p. 91) ;

d. Relations du noyau avec le cytoplasme (p. 92).

Résumé 96

D. Dégénérescence des gonies primitives 96

a. Dégénérescence oviforme : fréquence, importance, phénomènes caractéristiques (p. 97) ; b. Autres modes de dégénérescence (p. 105).

F. Considérations sur la sexualité chez les Batraciens 107

a. Déterminisme cytosexuel (p. 107) ; b. Indifférence sexuelle des cellules mères (p. 110) ; c. Cas d'hermaphrodisme accidentel (p. 110) ; d. L'organe de Bidder (p. 111).

G. Division des gonies primitives. Moment où apparaît la mitose 113

a. Prophase (p. 114) ; b. Métaphase (p. 119) ; c. Anaphase (p. 121) ; d. Télophase (p. 122) ; e. Particularités spécifiques (p. 124) ; f. Mitoses anormales (p. 125) ; Division karyomitotique (p. 129).

QUATRIÈME PARTIE : LES CELLULES SEXUELLES MALES (SPERMATOGONIES DE IIe ORDRE ET SPERMATOCYTES.)

A. Les spermatogonies de IIe ordre 131

a. Caractères et cytologie (p. 131) ; b. Division des gonies II (p. 137) ; c. Dégénérescence des gonies II (p. 139).

B. Les spermatocytes de premier ordre. Sériation des stades 139

a. Prophase, le synapsis, centrotactisme, formation des chromosomes, forme des chromosomes I à la mise au fuseau (p. 141) ; le cytoplasme (p. 150) ; b. La première mitose de réduction, formation du fuseau, disposition métaphasique et anaphasique des chromosomes, fissuration anaphasique (p. 152) ; corps pyrénoïde (p. 155).

C. Les spermatocytes de IIe ordre et la IIe mitose 156

a. Intercinèse (p. 156) ; b. Prophase II (p. 157) ; c. Mitose II (p. 158).

D. Variétés et anomalies de l'évolution des spermatocytes 160

Variation de taille, mitoses multipolaires (p. 160) ; Dégénérescence (p. 164).

E. Considérations théoriques diverses 166

a. La réduction chromatique : 1° *Réduction qualitative et numérique* (p. 166) ; 2° *le mécanisme de la réduction qualitative* (p. 167) ; 3° *le moment de la réduction numérique* (p. 169) ; 4° *le mécanisme de la réduction numérique* (p. 170) ; 5° *la réduction quantitative* (p. 174) ; 6° *signification des phénomènes de la période de maturation* (p. 175).

b. Considérations sur la mitose : 1° *formation des chromosomes;* 2° *interprétations des mouvements de la mitose* (p. 178) ;

c. L'individualité des chromosomes (p. 185) ;

d. Chromosomes spéciaux ou accessoires (p. 186).

Résumé 191

CINQUIÈME PARTIE ; LA SPERMIOGÉNÈSE.

A. Formes diverses des spermatozoïdes 193

B. Etude particulière de la spermiogénèse chez diverses espèces 196

a. Salamandres (p. 196) ; b. Tritons (p. 204) ; c. Axolotl (p. 209) ; d. Bombinators (p. 210) ; e. Alytes (formation du bâtonnet axial) (p. 215) ; f. Bufo, Hyla (p. 218) ; g. Rana esculenta (p. 221) ; h. Rana temporaria (p. 221).

C. Etude générale de la spermiogénèse 224

a. Les corpuscules centraux (p. 224) ; b. Le bâtonnet intranucléaire (spirostyle) et la torsion nucléaire (p. 226) ; c. Rôle du corps pyrénoïde et du cytoplasme (p. 228) ; d. La signification des diverses parties du spermatozoïde : comparaison des spermatozoïdes des Batraciens avec ceux d'autres animaux (p. 229) ; e. Quel est le support des caractères héréditaires (p. 234) f. Anomalies et dégénérescence des spermatides et des spermatozoïdes (p. 235).

D. Biologie des spermatozoïdes 238

SIXIÈME PARTIE : LES ÉLÉMENTS ACCESSOIRES DU TESTICULE.

A. Cellules du cyste chez les Urodèles et les Anoures 243

a. Origine et évolution autour des spermatogonies et des spermatocytes (p. 243) ; b. Transformation en cellules nutritives (cellule de Sertoli) (p. 244) ; c. Transformations lors de l'expulsion des spermatozoïdes (phagocytose des spermatozoïdes résiduels) (p. 248).

B. Tissu glandulaire du testicule des Urodèles 251

Origine conjonctive, existence éphémère (p. 251).

Pages

C. Cellules du cyste et cellules de Sertoli chez les Anoures 255

D. Le tissu interstitiel chez les Anoures 257

Variations spécifiques (p. 258) ; Evolution chez Rana esculenta (p. 258) ; Evolution chez Rana temporaria (p. 262).

E. Considérations sur les éléments glandulaires du testicule 264

a. Cellules du cyste (p. 264) ; b. Rôle du tissu glandulaire interstitiel (phénomènes d'élaboration dans une glande endocrine) (p. 266) ; c. Rôle de la sécrétion interne du testicule (p. 269).

Résumé 272

APPENDICE : *Les voies excrétrices du testicule :* Structure, ciliation, transformations 273

RÉSUMÉ GÉNÉRAL : principaux faits nouveaux, généralisations possibles 278

Index bibliographique 281

Explication des planches 298

INTRODUCTION

Lorsque, en 1903, au laboratoire de la Faculté de Médecine de Nancy, MM. PRENANT et BOUIN me proposèrent comme sujet de recherches l'étude du tissu interstitiel du testicule chez les Batraciens, je ne pensais pas que ce travail m'occuperait aussi longtemps. Frappé tout d'abord des rapports entre le tissu interstitiel et l'évolution des tubes séminifères, je me mis bientôt à étudier la spermatogénèse elle-même, puis la glande génitale tout entière. Je m'aperçus que des espèces voisines différaient souvent assez notablement, tant au point de vue de la spermatogénèse que des éléments accessoires du testicule, et l'étude qui primitivement ne portait que sur les tritons et les grenouilles s'est étendue à toutes les espèces que j'ai pu me procurer. Après avoir suivi, mois par mois, l'évolution du testicule de la grenouille et du triton, j'ai sérié encore les stades d'une façon plus serrée aux périodes où cela m'a paru intéressant et j'ai recueilli les glandes génitales de diverses espèces à toutes les périodes où je pouvais prévoir qu'il y avait quelque intérêt à les connaître. Tout ce matériel a été fort long à réunir. Je trouve, en parcourant mes notes, que j'ai examiné les testicules de plus de cent grenouilles, et d'autant d'animaux d'autres espèces.

Depuis que j'ai commencé ce travail, diverses publications importantes ont paru sur la spermatogénèse des Batraciens (JANNSENS, KING, etc.), déjà pourtant si étudiée, si bien qu'il restait vraiment peu de chose à trouver. Il m'a paru cependant que quelques faits essentiels n'avaient pas été suffisamment mis en lumière, et que des idées théoriques avaient le plus souvent détourné l'attention sur des phénomènes d'intérêt secondaire ; aussi, je me suis décidé à écrire un travail d'ensemble sur

une question qui semble pourtant si bien faite. J'ai seulement traité très sommairement les parties les mieux connues : spermatogonies secondaires et spermatocytes.

Il y a plus de dix ans déjà, en 1901, JANNSENS croyait devoir s'excuser de reprendre cette vieille question de la spermatogénèse des Batraciens; je m'en excuse comme lui et plus que lui, en songeant que mon cas s'aggrave de tout le poids des travaux accumulés depuis 1901. Cependant, je pense que cet objet, qui a déjà donné tant de notions précieuses et véritablement fondamentales à la cytologie entre les mains de VON LA VALETTE SAINT-GEORGE, de FLEMMING, d'HERMANN et de MEVES, peut encore aujourd'hui fournir des résultats nouveaux, et qu'après ces grands moissonneurs, il reste encore un peu à glaner. La cytologie n'est pas encore une science faite, et on peut la faire presque tout entière sur les Batraciens. Un grand intérêt s'attache à ces animaux, car ils représentent le matériel très favorable pour une étude cytologique, le plus proche des Mammifères et de l'homme, et on ne les connaîtra jamais trop bien.

Il résulte du mode de rédaction de ce travail que les quelques faits nouveaux que j'ai pu apporter sont perdus dans une masse de faits connus, aussi j'ai cru bon de résumer brièvement les plus importants à la fin de l'ouvrage. Il y a des chapitres : spermatogonies secondaires, spermatocytes, où je n'ai ajouté aucune observation essentielle aux faits déjà classiques ; j'ai cru utile de les écrire cependant pour faire un choix parmi les interprétations diverses, et pour maintenir autant que possible une proportion harmonieuse entre les différentes parties du travail.

J'espère qu'il se dégagera de cet ouvrage une impression d'ensemble suffisamment nette. Je me suis attaché à étudier tout dans le testicule. J'ai fait constamment place, notamment, aux anomalies et dégénérescences qui ne sont pas les choses les moins intéressantes de l'évolution des cellules sexuelles. On ne peut, en effet, interpréter l'évolution normale avec sécurité, si l'on ignore les anomalies. Je crois, enfin, qu'en comparant un certain nombre d'espèces au lieu de me limiter à une seule, j'ai eu plus de chances de dégager les phénomènes généraux et de me rendre compte de ce qui est particulier et, par conséquent peu intéressant. Il y a, en effet, dans les glandes génitales beaucoup de dispositions spécifiques et même individuelles, j'ai pu généralement les laisser dans l'ombre.

Malgré les dix années de travail que j'y ai consacrées, ce mémoire reste encore incomplet sur bien des points. J'aurais voulu étendre mon

enquête à un certain nombre d'espèces intéressantes que je n'ai pu me procurer en temps voulu, dans de bonnes conditions. J'aurais voulu y joindre le résultat d'expériences qui sont encore inachevées. Je le compléterai à l'occasion par quelques notes additionnelles.

Je tiens à exprimer ma vive reconnaissance à M. le professeur Prenant pour les conseils qu'il m'a prodigués, et pour les préparations d'embryons qu'il a bien voulu me communiquer.

Je remercie mon ami, le docteur Aimé, des nombreuses préparations d'organe de Bidder et d'embryons de crapauds qu'il m'a prêtées.

J'ai aussi maintes fois discuté les diverses interprétations de la spermatogénèse avec M. le docteur Soyer, et j'ai mis largement à profit sa connaissance de la spermatogénèse et de l'ovogénèse des Arthropodes.

Je dois enfin exprimer ma gratitude à MM. Pruvot et Racovitza pour la place qu'ils ont accordée dans les *Archives de Zoologie expérimentale* à ce mémoire un peu encombrant, ainsi que pour les nombreuses planches dont ils m'ont permis d'illustrer cet ouvrage et qui en seront le plus bel ornement.

MÉTHODE DE RECHERCHES

Les animaux que j'ai étudiés ont été pour la plupart recueillis au cours de promenades et sacrifiés aussitôt après leur capture. Quelques-uns ont été conservés en captivité de telle sorte qu'ils soient dans des conditions aussi normales que possible et qu'ils aient notamment l'espace, la nourriture, le degré d'humidité désirables. J'ai observé d'ailleurs qu'il faut une captivité très étroite et des conditions très mauvaises pour modifier l'évolution des glandes génitales des Batraciens. J'ai noté, à l'occasion, l'état des caractères sexuels secondaires et les conditions génitales (accouplement), dans lesquelles se trouvaient les animaux étudiés.

Je puis dire qu'il n'est pas de méthode histologique que je n'aie essayée sur les testicules des Batraciens. J'ai employé notamment tous les fixateurs possibles, même ceux qui ne sont pas d'un usage courant, ce qui peut donner quelque autorité aux critiques des fixations auxquelles je me livre parfois. J'ai examiné toutes les préparations, même celles qui n'étaient pas d'un aspect agréable et celles qu'on pouvait considérer comme assez mal fixées. Elles sont souvent utiles en ce qu'elles

vous montrent pour ainsi dire la caricature de pseudo-structures qu'on rencontre même dans les meilleures préparations. Ces altérations méritent d'être connues sous leurs aspects les moins avantageux. Comme dit fort justement PRENANT, toute observation histologique est une expérience. Or, une expérimentation doit être le plus possible variée. Il faut ensuite critiquer et essayer de tirer la vérité des résultats en apparence contradictoires. C'est donc dans la variété des méthodes que j'ai cherché la sécurité.

On peut dire qu'aucun fixateur ne donne une image absolument fidèle de la réalité. J'ai figuré, bien entendu, les images qui se rapprochent le plus de la vérité ou quelquefois les plus élégantes, mais je ne retiendrai dans ma description que ce que je crois pouvoir retenir après examen critique de préparations diverses.

Les fixateurs qui donnent les images les plus proches de la réalité sont ceux de BENDA ou d'ALTMANN, mais on ne peut cependant avoir une entière sécurité dans les images qu'ils fournissent. De plus, comme ils ne permettent pas la plupart des colorations, ils donnent lieu à beaucoup d'erreurs *par défaut.*

Le liquide de BOUIN et aussi celui de HERMANN, et même celui de FLEMMING ont l'inconvénient de précipiter en un réseau les solutions albuminoïdes du noyau ou du cytoplasme ; mais qu'on voie ces albuminoïdes sous forme de réseau plutôt que de précipité homogène, cela n'est pas bien gênant.

Le liquide de BOUIN est extrêmement commode et d'un usage tout à fait courant, parce qu'il permet toutes sortes de colorations.

J'emploie maintenant, avec succès, le liquide suivant :

Solution aqueuse saturée de phénol cristallisé	15 p.
Formol à 40 %.	4 p.
Solution d'acide trichloracétique à 20 %	1,5

Le mélange ne se conserve pas plus d'une huitaine de jours ; il ne faut donc pas en préparer de trop grandes quantités à l'avance.

La fixation est souvent un peu brutale à la surface, ce qu'on évite en mettant d'abord le fragment à fixer pendant quelques secondes dans le liquide étendu d'eau. Ce fixateur est très pénétrant et donne une fixation généralement meilleure que le liquide de BOUIN. Le cytoplasme est notamment très bien conservé. Pour les ensembles, le liquide de BOUIN est préférable dans certains cas, parce qu'avec la fixation que j'indique, les noyaux prennent souvent un aspect semblable à celui qu'ils prennent après

emploi du liquide de Benda, ce qui n'est pas favorable pour une vue d'ensemble, bien que plus conforme à la réalité.

Dans certains cas, les mitochondries sont parfaitement conservées et colorables par exemple avec le rouge de Magdala; les canaux de Holmgrenn sont bien conservés (1).

Toutes les colorations réussissent bien après cette fixation. Je ne l'emploie malheureusement que depuis peu de temps, et la plupart de mes pièces ont été recueillies à une époque où je ne m'en servais pas.

Comme méthodes de coloration, je donne la préférence à l'hématoxyline au fer avec coloration de Prenant ou une de ses variantes. Il est bon d'employer aussi comparativement l'hématoxyline au fer peu différenciée, avec une couleur de fond claire comme l'orange ou le rouge Congo.

J'emploie plusieurs modifications de la méthode de Prenant, qui donnent toutes des résultats très élégants, mais un peu différents.

La méthode de Prenant type : éosine-hématoxyline au fer, vert lumière, est celle qui colore le plus électivement et le plus sûrement le tissu conjonctif. Le vert pâlit et disparaît souvent en peu de temps.

On peut remplacer le vert lumière par le bleu de méthyle, la coloration en est à peine plus stable.

J'ai employé, après avoir fait une coloration à l'hématoxyline au fer (fortement décolorée), les combinaisons suivantes :

Rouge Bordeaux (2) -vert lumière et vice versa.

Rouge Congo-vert lumière.

Rose de Magdala-rouge Congo.

J'emploie tous ces colorants en solution aqueuse saturée. On colore à fond avec le premier (vingt minutes à une demi-heure); on lave à l'eau, et on colore avec le second un temps variable en surveillant de temps en temps au microscope pour arrêter la différenciation au point où on désire.

Il n'y a pas, à proprement parler, d'élection ; le colorant employé le second déplace le premier dans l'ordre suivant : conjonctif, mucus, cuticules et brosses, puis en poussant un peu plus : corps chromatoïdes, nucléoles (pyrénine), puis cytoplasme. Le suc nucléaire reste alors seul coloré par le premier colorant.

On obtient en employant le vert le premier et le Rouge Bordeaux

(1) Holmgrenn indique d'ailleurs l'acide trichloracétique pour leur étude.

(2) Il est important d'avoir un échantillon de rouge Bordeaux qui colore bien. Ceux qu'on trouve dans le commerce sont très inégaux.

le deuxième, les colorations inverses. Le vert lumière paraît avoir une affinité spéciale pour les nucléoles et les colore presque dans tous les cas. La combinaison Bordeaux-vert lumière donne des colorations plus claires et une élection souvent plus fine à l'intérieur des cellules que la méthode primitive : éosine, ou mieux érythrosine-vert lumière. La coloration est aussi peu solide.

Avec la combinaison Congo-vert lumière, on a une belle élection qui se conserve mieux, quoique le vert pâlisse à la longue.

Je suis arrivé, après tâtonnements, à la combinaison Magdala-Congo, qui n'est pas très jolie, mais la coloration est fort instructive et se conserve parfaitement. On distingue très bien les deux tons de rouge et, comme le conjonctif est coloré d'une teinte assez claire, on peut colorer en outre les fibres élastiques par exemple.

En colorant vingt-quatre heures par le Magdala, après fixation au formol phéniqué, on obtient souvent de bonnes images des mitochondries.

J'ai enfin obtenu de très belles images avec la Brésiline. Ce colorant, employé comme l'hématoxyline au fer ainsi qu'on l'indique, n'a pas d'avantages sur l'hématoxyline. On peut l'employer pour un examen rapide de la manière suivante :

Une solution alcoolique de Brésiline à 1 % et le mélange de Weigert (perchlorure de fer à 45° : 4 p., acide chlorhydrique : 1 p. et eau : 100 p.) sont mélangés à parties égales. Le mélange se conserve. On y ajoute son volume d'une solution saturée de vert lumière (quelquefois un peu plus ou un peu moins selon la qualité du vert, on opère par tâtonnements). Cette mixture donne de belles colorations nucléaires et nucléolaires, différenciant parfaitement la chromatine de la pyrénine.

La méthode lente suivante est préférable : On fait une solution saturée à chaud d'alun d'ammoniaque. On y ajoute 5 % d'une solution alcoolique saturée de Brésiline. On laisse refroidir et mûrir (1), puis on décante.

On peut colorer vingt à vingt-cinq minutes par ce colorant, puis par le vert lumière, on obtient des colorations roses et vertes analogues à celles de Benda (safranine-vert lumière), mais seulement après fixations non osmiquées.

Il vaut mieux employer la même combinaison après l'hématoxyline au fer. On peut encore, après hématoxyline ferrique très décolorée, colorer vingt-quatre heures dans la Brésiline à l'alun, puis régresser un

(1) Il faut souvent laisser mûrir assez longtemps, cela dépend des échantillons de Brésiline.

peu par lavage à l'alcool et colorer enfin au vert lumière ou rouge-Congo. On obtient de bonnes colorations des lames de ciment intercellulaire et des fibres élastiques. Il arrive que le tissu conjonctif reste partiellement coloré par la Brésiline, tandis que le mucus prend le vert lumière dans tous les cas.

Je donnerai dans un travail spécial la technique de ma coloration à l'iodure d'osmium et les résultats qu'on en obtient.

Les méthodes que j'ai employées pour les mitochondries sont les mêmes que celles dont je me suis servi dans mon travail sur la cellule intestinale.

Je ne suis pas arrivé à conserver convenablement les graisses très labiles du tissu interstitiel. Je me suis contenté de dessiner les préparations aussitôt après leur montage. Je n'ai d'ailleurs pas figuré dans ce travail les préparations montrant les graisses ; ces images sont peu instructives et la description suffit.

PREMIÈRE PARTIE

Développement de la glande génitale mâle

GLANDE GÉNITALE EMBRYONNAIRE

Origine des cellules sexuelles

ORIGINE PREMIÈRE DES ÉLÉMENTS SEXUELS.

L'origine des éléments sexuels chez les Batraciens a fait l'objet de nombreuses recherches. La plupart des auteurs qui se sont occupés de cette question ont étudié surtout les ébauches déjà âgées (Götte **1869**, Hoffmann **1886**, Knappe **1886**, Bataillon **1893**, Eismond **1898**).

Les recherches de Nussbaum (**1880**), de M. Bouin (**1900**) et surtout celles, plus récentes, de Dustin (**1907**), de Kuschakewitsch (**1910**), de Spehl et Polus (**1911**), de Schapitz (**1912**) ont reculé de plus en plus l'origine des cellules sexuelles.

La glande génitale est, selon ces derniers auteurs, d'origine mésoblastique et elle représente une portion du cœlome primitif. Cette ébauche première est en somme très analogue au gonotome de Boveri (**1892**). Elle correspond non seulement au gonotome de l'*amphioxus* (Hatschek **1884**, Zarnik, **1904**), mais aussi à l'ébauche génitale des cyclostomes (Gœtte, Wheler, **1899**), des Sélaciens (Van Wijhe **1889**, Ruckert **1889**, Rabl **1896**), et des poissons osseux (Fedorow **1908**).

Chez les très jeunes embryons d'urodèles (*Triton alpestris*), on distingue au-dessous du myotome, au voisinage du néphrotome, une lame mésodermique qui se continue avec la lame latérale du mésoderme. Cette portion est limitée extérieurement par le canal de Wolf. Bientôt elle est pincée entre ce canal et l'hypoblaste vitellin, elle se sépare ainsi de la lame latérale et peu à peu, se trouve repoussée vers la racine du mésentère. Les deux ébauches latérales se soudent alors en une ébauche impaire unique : l'ébauche impaire de Nussbaum et de M. Bouin. Chez les Anoures, l'ébauche génitale apparaît de la même façon de chaque côté, entre le myotome, le canal de Wolf et l'hypoblaste vitellin, elle reste unie à la lame latérale et se trouve située au point d'union de la somatopleure et

de la splanchnopleure. Les deux ébauches vont se souder sur la ligne médiane en une ébauche unique.

Ces faits ont été établis par Dustin (**1907**), par l'étude d'embryons de *Triton alpestris* et de *Rana temporaria*. Ils ont été vérifiés par Spehl et Polus (**1911**), Schapitz (**1912**), chez l'Axolotl. J'ai eu l'occasion d'en vérifier l'exactitude sur *Rana temporaria* et *Triton palmatus*.

Il semble que ce soit surtout le feuillet splanchnique du mésoblaste qui fournisse les éléments qui constituent l'ébauche génitale. Dustin a établi que l'ébauche génitale est moniliforme chez les Urodèles, tandis qu'elle a perdu toute trace de disposition métamérique chez les Anoures.

Ces observations sont en parfaite harmonie avec celles des auteurs que nous avons cités, chez l'*Amphioxus* et *Petromyzon*, chez les Sélaciens et les Téléostéens, ainsi que le fait remarquer Dustin.

Les cellules des ébauches primitives ne sont pas encore caractérisées par leur morphologie ainsi que nous l'indiquerons tout à l'heure, mais leur évolution ultérieure montre qu'elles sont l'origine des cellules qui un peu plus tard, prendront incontestablement le caractère de gonocytes ; enfin, la comparaison des phénomènes du développement des Batraciens avec ceux du développement des autres Vertébrés inférieurs, éclaire les faits de telle sorte que nous croyons que les conclusions de Dustin quant à l'origine première des cellules sexuelles doivent être entièrement adoptées.

ÉBAUCHE IMPAIRE.

Chez les Urodèles, les gonocytes prennent, dès le stade de l'ébauche impaire et peut-être un peu avant (fig. 4 de Dustin), des caractères très semblables à ceux qu'ils garderont pendant un long laps de temps, les caractères des spermatogonies primitives : noyau lobé, cytoplasme abondant (généralement bourré de grains de pigment comme toutes les cellules de l'embryon à ce moment). Les cellules que ces caractères désignent comme gonocytes, sont alors mêlées de petites cellules d'aspect mésenchymateux.

Chez les Anoures, ce n'est que plus tard que les cellules de l'ébauche génitale prennent l'aspect caractéristique des spermatogonies. Ce retard est dû sans doute à l'abondance du vitellus dans ces éléments (fig. 1). La présence de plaquettes vitellines déformant le noyau

et rendant difficilement perceptibles les limites des cellules ne permet pas de saisir l'aspect de la cellule aussi bien que chez les Urodèles.

Il est certain que les cellules de l'ébauche impaire médiane proviennent des ébauches paires primitives. Je n'ai pas vu, non plus que Nussbaum (1880) et Dustin (1907), les cellules péritonéales ni les cellules mésenchymateuses se transformer en gonocytes à ce stade. On voit assez tardivement les gonocytes être séparés par de petites cellules d'aspect mésenchymateux. Comme ces cellules ne m'ont pas paru, d'après mes observations et d'après l'examen des figures de Dustin, exister aux plus jeunes stades, il faut croire qu'elles sont d'origine mésenchymateuse. Il doit en être de même pour les petites cellules que nous avons signalées chez le triton.

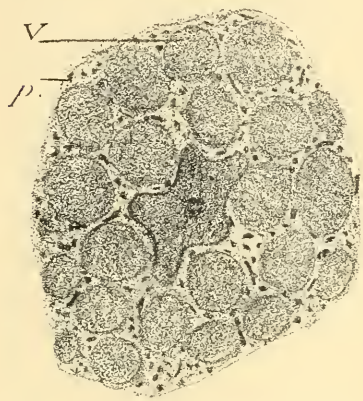


Fig. I. Gonocyte d'une ébauche impaire de *Rana temporaria* ; *v*, vitellus ; *p*, pigment.

Il est intéressant de remarquer que dès les premiers stades de l'évolution des éléments sexuels, des cellules mésenchymateuses viennent s'intercaler entre eux.

A ce stade de l'ébauche médiane, les gonocytes ne paraissent pas se mitoser ainsi que l'a observé Dustin, et après lui Spehl et Polus, Schapitz, ou du moins, s'ils se divisent par karyokinèse, on ne les distingue pas, pendant la division, des cellules mésenchymateuses en mitose.

Bientôt, les cellules sexuelles se partagent en deux groupes qui vont faire saillie dans la cavité péritonéale de chaque côté du mésentère, donnant lieu aux ébauches paires secondaires qui vont se transformer directement en glandes génitales.

ÉBAUCHE PAIRE SECONDAIRE

Chez les Urodèles, l'ébauche paire tout au début comprend un petit nombre de gonocytes identiques à ceux de l'ébauche impaire, c'est-à-dire ressemblant assez aux spermatogonies de l'adulte, sauf qu'elles sont de plus petite taille et qu'elles renferment encore beaucoup de pigment (fig. v et vi). Cette ébauche est complètement recouverte par la séreuse péritonéale ainsi que l'indique Dustin.

Cet auteur écrit, qu'à ce stade (début de l'ébauche paire définitive), un grand nombre de gonocytes dégénèrent ainsi qu'en témoignent le pigment, la fragmentation du noyau. Je n'ai pas vu de noyau fragmenté, les noyaux sont déjà très polymorphes chez *Triton palmatus*, comme ils le sont dans les gonies de l'adulte, mais ce phénomène n'est pas de nature dégénérative. J'en dirai autant pour la présence de pigment. On trouve du pigment dans tous les gonocytes et dans bien d'autres cellules de l'embryon qui ne dégénèrent pas pour cela. Dustin a d'ailleurs établi que le nombre des gonocytes diminuait à ce stade, ce qui me semble exact. Il y a donc bien dégénérescence, mais on ne saurait dire que tous les éléments chargés de pigment sont appelés à dégénérer. Je pense que c'est à la suite d'une sorte d'évolution oviforme que les gonocytes disparaîssent (fig. II, VI). Il faut remarquer qu'à ce stade les gonocytes ne paraîssent pas se multiplier, tandis qu'ils se multiplieront activement un peu plus tard.

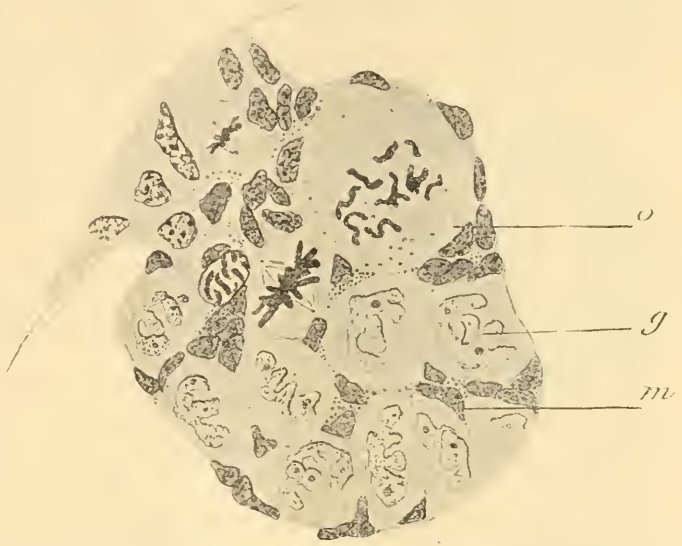


FIG. II Ebauche génitale paire secondaire d'une larve de *Bufo vulgaris*. *g*, gonocyte ; *o*, gonocyte en voie de dégénérescence ; *m*, cellule mésenchymateuse.

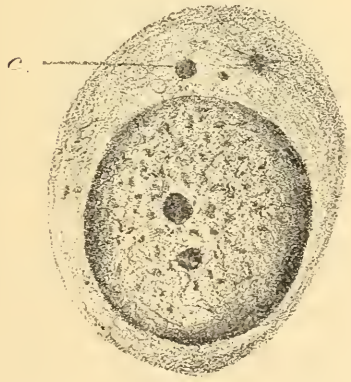


FIG. III. Gonocyte de *Rana esculenta* (début de l'ébauche paire). *c*, corps pyrénoïde. Cf. Planche III.

Chez les Anoures, l'ébauche paire bilatérale se forme de la même manière. Les gonocytes sont souvent encore bourrés de plaquettes vitellines (BOUIN **1900**, DUSTIN **1907**) ; ils renferment presque cons-

tamment du pigment. Il semble que l'époque de la disparition du vitellus soit extrêmement variable, non seulement suivant les espèces, mais aussi suivant les individus.

Les gonocytes sont recouverts par l'épithélium péritonéal. On trouve entre eux des cellules d'aspect mésenchymateux qui semblent pouvoir manquer en certains cas, ainsi que je l'ai observé chez *Rana esculenta* (**1909** C.).

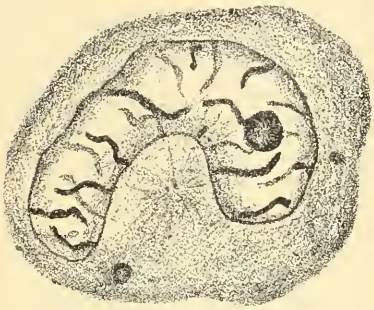


FIG. IV. Gonocyte en prophase chez *Rana temporaria* (ébauche paire secondaire). Cf. Planche III.

Il est exact qu'à ce stade les gonocytes ne se divisent pas par mitoses (*Cf.* M. BOUIN, DUSTIN). Il semble qu'ils restent à l'état latent pendant une assez longue période. Plus tard, au contraire, les gonocytes se diviseront activement.

Dans l'ébauche génitale un peu plus âgée, les gonocytes sont mêlés à de nombreuses cellules d'origine mésenchymateuse ou péritonéale qu'on distingue bien des gonocytes. Ce sont ces cellules que M. BOUIN nomme « petites cellules germinatives » (fig. II). Nous n'adopterons pas ce terme qui nous paraît malencontreux en ce qu'il semble établir une homologie entre ces éléments et les petites cellules germinatives des mammifères. Or, cette homologie paraît bien ne pas exister (1). Ces cellules sont des cellules mésenchymateuses, c'est pourquoi M. BOUIN les croit analogues aux cellules sexuelles, puisqu'il fait dériver celles-ci pour une part des éléments mésenchymateux. Les faits établis par DUSTIN accentuent la différence entre ces deux sortes d'éléments.

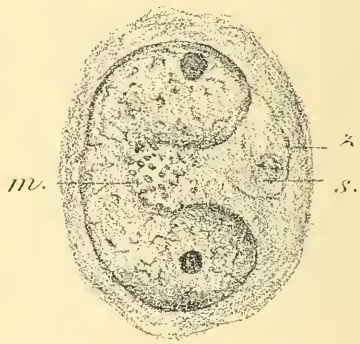


FIG. V. Gonocyte de l'ébauche paire secondaire de *Triton alpestris*. *s*, sphère; *r*, résidu fusorial; *m*, mitochondries.

LIGNÉES ACCESSOIRES DE GONOCYTES

Cependant, ce dernier auteur admet que dans l'ébauche déjà âgée

(1) Le développement des glandes génitales des Batraciens ne paraît pas permettre d'établir aisément des homologies avec ce qu'on sait de l'histogénèse de ces glandes chez les Mammifères.

les petites cellules mésenchymateuses ou péritonéales se transforment en gonocytes. Il existerait donc une seconde lignée de gonocytes d'une origine entièrement différente de la première. Cette lignée accessoire n'a pas été étudiée par Spehl et Polus, n'a pas été retrouvée par Schapitz. Elle a été retrouvée par Dustin chez *Chrysemys* (reptile).

Je n'ai rien observé de semblable et les figures de Dustin ne m'ont pas convaincu de cette transformation, au moins chez les Batraciens. Il est vrai que sur sa figure 13 (chez *Triton alpestris*), on distingue mal les gonocytes des petites cellules auxquelles ils sont mêlés, mais cela ne suffit pas à démontrer qu'il y a transformation des unes dans les autres. Quant à sa figure 23 qu'il invoque à l'appui de cette transformation, j'y vois cinq gonocytes parfaitement distincts des petites cellules mésenchymateuses ou péritonéales.

Ce qui paraît surtout frappant à M. Bouin et à Dustin, c'est qu'à un certain moment les cellules sexuelles primordiales semblent n'être plus recouvertes d'un épithélium péritonéal continu, mais cela n'implique pas que les cellules de ce dernier se transforment en gonocytes. Il faut remarquer que, précisément à ce moment, les gonocytes se multiplient activement et que la jeune glande génitale augmente considérablement de volume; il est probable que les cellules de l'épithélium péritonéal sont séparées un moment par distension. Ces solutions de continuité sont d'ailleurs rapidement réparées, car un peu plus tard, on retrouve un épithélium continu.

Pourquoi Dustin a-t-il admis cette transformation qui, non seulement ne s'impose pas, mais vient un peu à l'encontre de ses très intéressantes conclusions quant à l'origine lointaine des cellules sexuelles aux dépens d'éléments encore indifférents, conclusions qui s'harmonisent bien avec ce qu'on sait de l'origine des éléments sexuels chez les invertébrés ? Il semble que ce soit avec l'arrière-pensée d'établir une homologie avec ce qu'on sait de l'histogénèse du testicule et de l'ovaire chez les Mammifères : la deuxième lignée de gonocytes des Amphibiens étant analogue aux cellules sexuelles primordiales des Vertébrés supérieurs qui sont d'origine cœlomique. Je crois qu'il ne faut pas s'occuper pour l'instant d'établir des homologies entre l'histogénèse de la glande génitale chez les Vertébrés inférieurs et chez les Mammifères. Il me semble qu'il faut, en la matière, procéder du simple au complexe, et l'intérêt du travail de Dustin réside surtout dans ce fait qu'il rapproche les Batraciens, chez qui les phénomènes sont complexes et déjà peu nets, des autres Ver-

tébrés inférieurs et surtout des Invertébrés où les choses se passent suivant un mode simple et pour ainsi dire schématique. C'est le rôle des auteurs qui étudieront les Mammifères d'essayer de rapprocher les phénomènes qui se produisent chez ces derniers, de ceux qu'on observe chez les inférieurs.

Jusqu'à nouvelle démonstration, je n'admettrai donc chez les Batraciens qu'une seule lignée de gonocytes aux dépens de l'ébauche mésodermique, analogue au gonotome des Sélaciens et de l'Amphioxus (Dustin).

Origine des éléments accessoires du testicule

Au moment où l'ébauche génitale est déjà bien développée et où les cellules s'y multiplient activement par mitose, on trouve généralement, entre les gonocytes, des cellules mésenchymateuses ; mais j'ai observé que ces cellules peuvent manquer chez *Rana esculenta* (1908) (1). Il n'y avait, chez un embryon de cette espèce, que des cellules péritonéales au contact des cellules sexuelles. Le plus souvent, cependant (*Rana temporaria, Triton*), il existe de petites cellules plus ou moins mêlées aux gonocytes; elles ne se distinguent pas des cellules péritonéales (*Cf.* Dustin), et on ne saurait en faire une espèce différente. Schapitz (*loc. cit.*) admet que ces cellules (futures cellules folliculeuses) sont d'origine péritonéale. Je suis d'accord avec lui, mais il me semble plus juste de dire qu'elles sont d'origine mésenchymateuse, car il n'existe à ce moment aucune différence fondamentale entre les cellules péritonéales et les éléments mésenchymateux sous-jacents. C'est à ce stade que l'on place généralement la pénétration dans l'ébauche génitale des cordons médullaires (M. Bouin).

On désigne sous ce nom des cordons cellulaires pleins qui seraient l'origine du tissu conjonctif de la glande génitale et des voies excrétrices du sperme.

Les opinions les plus diverses ont été émises quant à l'origine des cellules des cordons médullaires. Pour Hoffmann (1886), ces cordons proviennent du corps de Wolf et plus particulièrement de l'endothélium des glomérules. C'est l'opinion soutenue par le plus grand nombre d'auteurs : Waldeyer (1870), Kölliker (1888), Romiti, attribuent aux cordons médullaires des Mammifères la même origine : Semon (1901), pour les oiseaux, Semper (1875) pour les Plagiostomes, Braun (1876) pour les Reptiles, sont d'un avis analogue.

(1) J'avais admis alors, suivant Dustin, la transformation des petites cellules en grandes.

Pour M. Bouin, les cordons médullaires sont d'origine mésenchymateuse et les canalicules génitaux se différencient sur place comme cela a été observé chez les Mammifères par Schmiegelow (1882), Prenant (1889), Coert (1898).

En fait, les gonocytes de l'ébauche paire sont, le plus souvent, déjà mêlés de petites cellules mésenchymateuses dont le nombre paraît variable selon les espèces. Dans une ébauche un peu plus âgée, on assiste à la pénétration d'éléments mésenchymateux, tantôt groupés en cordons plus ou moins nets, tantôt plus ou moins diffus au centre de l'ébauche génitale. A ce moment, les gonocytes sont quelquefois groupés périphériquement en une seule rangée qu'on a pu comparer à un épithélium germinatif. Ces gonocytes peuvent être ou ne pas être mêlés de petites cellules. Dans le premier cas, on pourrait admettre que les petites cellules situées entre les gonocytes (petites cellules germinatives de Bouin) seront l'origine des petites cellules folliculeuses, tandis que les éléments de la région médullaire seraient l'origine des cellules interstitielles et du stroma conjonctif. Mais dans les cas que j'ai signalés déjà, où les petites cellules n'existent pas entre les gonocytes lors de la pénétration des nouvelles cellules mésenchymateuses, il faut bien admettre que celles-ci donneront aussi bien les cellules folliculeuses que les cellules interstitielles et conjonctives.

D'ailleurs, s'il est des cas où l'on observe une poussée de cellules mésenchymateuses en une sorte de cordon dense au centre de l'ébauche génitale, ces cas paraissent être l'exception, ainsi qu'il résulte non seulement de l'examen de mes préparations, mais aussi de l'examen des figures des auteurs. Le plus souvent, les cellules mésenchymateuses qui séparaient les gonocytes deviennent plus nombreuses, surtout au centre de l'ébauche, et on ne peut, à aucun moment, distinguer les petites cellules germinatives de Bouin des autres éléments mésenchymateux. D'ailleurs M. Bouin reconnaît qu'un peu plus tard, il est « extrêmement difficile » de distinguer les petites cellules germinatives (cellules folliculeuses) des éléments conjonctifs, qu'il y a « pénétration réciproque des éléments ».

Je pense qu'*on ne peut, à aucun moment, établir de différence fondamentale entre les petites cellules qui se trouvent dans l'ébauche génitale.* On doit considérer que celle-ci renferme jusqu'à présent deux sortes d'éléments : des gonocytes dont l'origine a été établie par Dustin, et de petites cellules non sexuelles d'origine mésenchymateuse.

L'idée de distinguer des petites cellules germinatives semble être venue à M. Bouin par raison de symétrie avec ce qu'on connait chez les

Mammifères. Il faut reconnaître qu'ici encore l'homologie n'apparaît pas. D'ailleurs, si l'on compare les petites cellules germinatives de Bouin et celles des Mammifères, l'homologie se changera en un contraste étonnant lorsqu'on songera que ce seraient les grandes cellules germinatives qui, chez les Batraciens, seraient l'origine des éléments spermatiques, comme aussi chez tous les Vertébrés inférieurs.

Les gonocytes des Amphibiens sont, je pense, homologues des petites cellules germinatives des Mammifères. Il n'y a rien jusqu'à présent qui rappelle les grandes cellules germinatives. Nous verrons que, plus tard, on trouve peut-être leur homologue.

Différenciation des sexes

C'est un peu après l'époque de la pénétration des cordons médullaires (1) que se fait l'orientation de l'ébauche génitale jusqu'alors indifférente dans le sens mâle ou femelle, ainsi que l'a observé M. Bouin (têtard de 25-30 millimètres chez *Rana temporaria*). On peut, selon cet auteur, observer deux types extrêmes : le premier correspondant à une orientation dans le sens mâle, le second à une orientation dans le sens femelle : « Nous avons successivement constaté, dans le premier cas... un épithélium germinatif moins développé, de nombreux ovules primordiaux présentant des phénomènes de clivage et de bourgeonnement, dans le second cas... un épithélium germinatif bien développé, des ovules primordiaux en activité cinétique et des nids d'ovules primordiaux. »

Entre ces deux types, M. Bouin observe d'ailleurs des intermédiaires, ce qui indique que le sexe n'est pas toujours nettement différencié, à cette époque.

Les observations de M. Bouin me paraissent fort exactes. On peut dire que la glande génitale sera *probablement* un testicule lorsqu'elle reste petite, que les gonocytes restent isolés par de petites cellules et que leur noyau garde la forme caractéristique des gonies de l'espèce (noyau réniforme ou lobé chez *Rana temporaria*, que M. Bouin a pris sans doute pour un noyau en voie de clivage, mais arrondi chez *Rana esculenta*, très polymorphe chez *Bufo*, *Hyla*). Lorsque, dans une même enveloppe de cellules folliculeuses, on trouve plusieurs cellules sexuelles et que le noyau de celles-ci a perdu la forme caractéristique des noyaux des spermato-

(1) J'emploie cette expression à la suite de M. Bouin, mais en remarquant que ces cellures médullaires ne sont pas comparables aux cordons médullaires des Mammifères.

gonies de l'espèce, pour devenir rond et clair, c'est l'indice qu'on a affaire à un ovaire. La distinction est assez facile chez les animaux dont les spermatogonies ont un noyau très polymorphe (*Bufo*, *Hyla*, *Rana temporaria*), elle est plus difficile chez ceux (*Rana esculenta*) dont les spermatogonies ont un noyau à peu près sphérique. Cependant, la présence de plusieurs cellules dans un même cyste, la formation de ce que M. Bouin appelle les nids d'ovogonies, sont assez caractéristiques de la femelle. Chez le mâle, ainsi que nous allons le voir, les spermatogonies restent encore longtemps isolées l'une de l'autre, chacune étant flanquée d'une ou deux cellules folliculeuses. Chez la femelle, on voit bientôt après apparaître les premiers phénomènes de la prophase ovocytaire. Je pense que c'est alors seulement qu'on peut être certain d'avoir affaire à un ovaire. En général, en pratique, pourrions-nous dire, on distingue à peu près à ce stade les mâles des femelles, et encore avec quelle incertitude! Peut-on dire que dès ce moment les gonocytes soient déterminés comme spermatogonies ou ovogonies ?

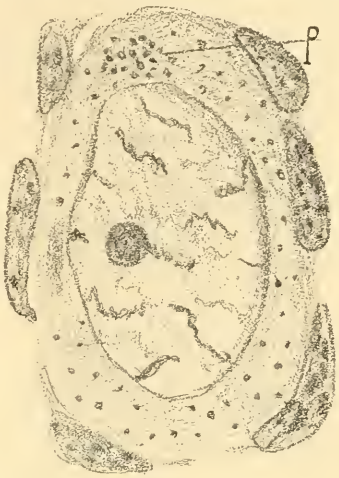


Fig. VI. Gonocyte en évolution oviforme (?) de *Triton* (ébauche paire secondaire), *p*. pigment.

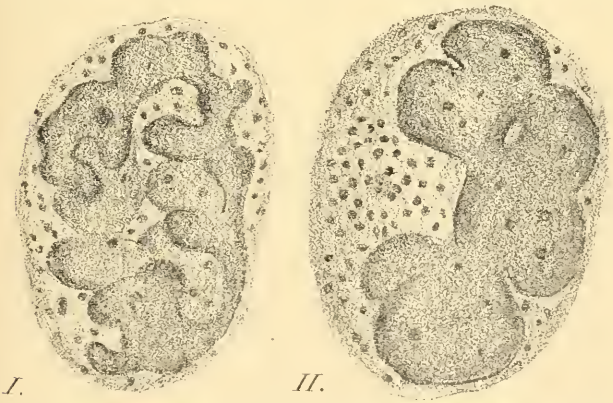


Fig. VII. Gonocytes d'une ébauche paire secondaire de *Bufo vulgaris*. Remarquer la similitude d'aspect avec les spermatogonies de l'adulte (fig. 34 à 39). Les grains arrondis du cytoplasme sont des grains de pigment.

Il est probable que les cellules sexuelles des nids, celles qui sont groupées dans un même cyste sont nettement différenciées dans le sens femelle, puisque aussitôt après commencent les phénomènes d'accroissement caractéristiques des ovocytes, qu'aussitôt après, ce sont des ovocytes.

Mais on ne saurait dire que les cellules qui gardent un noyau à caractère spermatogonial sont irrévocablement déterminées comme spermatogonies, qu'elles ne fourniront jamais que des spermatozoïdes. Nous verrons maintes fois, au cours de ce travail, que ces cellules peuvent se transformer toute la vie en des éléments tellement semblables aux ovocytes, qu'on ne saurait les en différencier.

Il nous faut d'ailleurs insister sur un point capital : c'est que les gonocytes de l'ébauche génitale encore sexuellement indifférente sont morphologiquement identiques aux spermatogonies primitives de la même espèce, ce qui est d'autant plus frappant que ces spermatogonies de premier ordre sont très différentes dans les diverses espèces. Ainsi, les gonocytes de l'ébauche paire secondaire de *Rana temporaria* (fig. IV), ont un noyau réniforme comme les gonies de premier ordre de la même espèce, tandis que chez *Rana esculenta* (fig. III, VIII), le noyau est arrondi comme celui des spermatogonies de cette espèce. Chez les diverses espèces du genre *Bufo* (fig. VII), chez *Hyla*, le noyau des gonocytes est très polymorphe comme aussi celui des spermatogonies. On ne peut pas ne pas être frappé de cette similitude, en étudiant comparativement les gonocytes des diverses espèces.

FIG. VIII. Gonocyte en prophase. *Rana esculenta*. Mêmes caractères que les gonies 1 de l'adulte.

Cette observation me paraît capitale. En effet, si une cellule de l'embryon caractérisée par une morphologie si particulière peut évoluer ultérieurement en ovocyte ou en spermatocyte, si elle est à coup sûr sexuellement indifférente, on ne saurait refuser la même indifférence aux cellules identiques qu'on trouve dans le testicule de l'adulte. En général, il est vrai, les gonies du testicule se transforment en spermatocytes et en spermatozoïdes ; nous verrons qu'il y a des cas où elles peuvent cependant évoluer en ovocytes, ou en cellules morphologiquement semblables aux ovocytes.

Cela me paraît avoir un grand intérêt quant à la question du déterminisme du sexe, du déterminisme cytosexuel. Si, en effet, nous voyons que les gonies primitivement indifférentes au point de vue sexuel, devien-

nent presque toujours des spermatocytes chez le mâle adulte, mais peuvent, exceptionnellement, devenir des ovocytes, c'est donc que ces cellules sont indifférentes en elles-mêmes tant qu'elles gardent leurs caractères morphologiques (puisqu'elles peuvent se transformer exceptionnellement en ovocytes), mais qu'elles trouvent dans le testicule des conditions telles qu'elles se transforment presque toujours en spermatocytes. Il s'ensuit que ces cellules ne portent pas en elles-mêmes les causes qui les font évoluer dans un sens ou dans l'autre, mais que ces causes résident dans les conditions de milieu. Nous reviendrons d'ailleurs sur ce point.

Origine des voies efférentes

Nous ne nous occuperons plus désormais que de la glande génitale mâle. Un point de l'histogénèse doit nous retenir encore un instant : c'est l'origine des canaux efférents. Il ne m'a pas paru qu'ils se différencient sur place ainsi que l'indique M. Bouin pour les cordons médullaires de l'ovaire, et ainsi que cela est peut-être en effet pour les canalicules que l'on rencontre dans l'ovaire, et qui paraissent différer des canalicules efférents du mâle. Ceux-ci paraissent être d'emblée limités par une basale et leur apparition est relativement tardive. Ils restent constamment différents des éléments mésenchymateux du testicule au cours des transformations nombreuses que ceux-ci subissent. Je serais donc tenté de croire à leur origine wolfienne admise par Hoffmann (1886), chez les Batraciens, et par nombre d'autres auteurs (Waldeyer 1870, Romiti 1876, Kölliker 1888, Braun 1876, Semper 1875, Semon 1901, chez d'autres Vertébrés). Je pense, en tout cas, qu'il faut établir une différence fondamentale entre les cordons qui peuvent donner naissance aux voies efférentes du testicule et les cellules mésenchymateuses qui donnent lieu au reste du stroma de la glande génitale. Je n'ai jamais vu ces dernières produire des canalicules efférents, et les canalicules efférents se montrent constamment sans relation avec les éléments d'origine mésenchymateuse.

Au début de l'apparition des voies spermatiques, on trouve un canal unique au centre du testicule (fig. IX), ainsi que l'ont vu Hoffmann (1886) et Gemmil (1896) et qui, selon ces auteurs, provient du corps de Wolff. Bien que je n'aie pas eu l'occasion de constater la continuité de ce canal avec le corps de Wolff, j'admettrai qu'il est bien d'origine wolfienne. Si l'on admet l'autodifférenciation sur place des canalicules (M. Bouin),

il faut admettre aussi qu'ils contractent ultérieurement des rapports avec le corps de Wolf, ce qui est singulier. Chez l'adulte, en effet, les voies efférentes du testicule sont en relation intime avec l'appareil urinaire. Il paraît plus vraisemblable que les canalicules sont d'origine wolfienne. Ils ont aussi, nous le verrons, une structure qui les rapproche des tubes wolfiens.

GLANDES GÉNITALES CHEZ LE JEUNE ANIMAL

Différenciation des éléments accessoires. Formation des tubes

L'ébauche génitale mâle reste longtemps sans se modifier. Elle augmente seulement de volume par multiplication des gonies. Aussitôt après la division, les gonies filles sont séparées par des cellules mésenchymateuses, ce qui est un caractère constant des gonies de premier ordre (1). Ces cellules ne restent pas enveloppées dans un même cyste de cellules folliculeuses. Les éléments mésenchymateux du centre de la glande génitale deviennent peu à peu sensiblement différents de ceux qui avoisinent

FIG. IX. Testicule d'un jeune *Rana temporaria* (2 cm. ½). Canal excréteur unique au centre. Il n'y a pas de distinction entre les cellules intra et extra-tubulaires. On distingue seulement les gonocytes et les cellules mésenchymateuses.

(1) Cette séparation s'opère cependant bien moins vite que dans le testicule adulte.

immédiatement les gonies (fig. IX). Ces derniers s'appliquent par deux ou trois contre les cellules sexuelles et leur constituent une sorte d'enveloppe : ce sont les cellules folliculeuses de VON LA VALETTE SAINT-GEORGE (**1875**). Chez de jeunes grenouilles de 2 à 3 centimètres, recueillies en automne, ces éléments ne se différencient pas encore des autres cellules mésenchymateuses. C'est chez des animaux de cet âge que commencent à s'ébaucher les tubes ou ampoules séminifères chez les Anoures. Chez les Urodèles, il n'existe pas de tubes séminifères ainsi qu'on le sait depuis longtemps (FLEMMING **1887**, MEVES **1896**, MAC GREGOR **1899**). Le testicule comprend un certain nombre de lobes (un seul en général chez la Salamandre, plusieurs chez l'Axolotl, le Triton), dans lesquels les éléments séminaux sont groupés en nodules ou cystes entre lesquels les éléments conjonctifs sont irrégulièrement disposés. On sait que chez les Anoures au contraire, il existe, au moins à certains moments, des ampoules ou tubes séminifères avec une paroi conjonctive et séparés par un tissu interstitiel plus ou moins abondant (V. LA VALETTE SAINT-GEORGE **1875**, M. DUVAL **1880**, BERTACCHINI **1889**, FRIEDMANN **1896***a*, JANNSENS et WILLEMS **1909**). Chez les jeunes Urodèles, le testicule reste jusqu'à la spermatogénèse au stade où nous sommes : gonies séparées par des cellules mésenchymateuses dont les plus proches des cellules sexuelles prennent des caractères spéciaux : ce sont les cellules folliculeuses de V. LA VALETTE SAINT-GEORGE que nous appellerons cellules du cyste (1). Au début de la spermatogénèse, quelques gonies seulement se transforment en spermatocytes. Les canaux efférents sont à peu près extérieurs au testicule tant qu'il n'y a pas de spermatogénèse.

Chez les jeunes Anoures (grenouilles ou crapauds de 3 centimètres environ), on observe dans le testicule un commencement d'organisation en tubes séminifères (fig. IX). Les éléments mésenchymateux forment çà et là des travées épaisses qui cloisonnent l'organe en cinq ou six loges. Dans chacune de ces loges sont emprisonnées un certain nombre de spermatogonies avec des cellules mésenchymateuses. C'est à ce moment seulement que l'on commence à pouvoir différencier les cellules mésenchymateuses intra-tubulaires de celles qui constituent les cloisons, c'est-à-dire

(1) Cette dénomination a pour but de ne point préjuger des homologies entre ces éléments et les cellules folliculeuses des œufs.

Il faut noter ici que chez l'adulte, surtout chez les Urodèles, l'épithélium péritonéal devient souvent cylindrique au-dessus de la zone du testicule où se trouvent les spermatogonies primitives, prenant un aspect qui rappelle tout à fait l'épithélium germinatif de l'ovaire des mammifères, il n'y a jamais que des relations de voisinage entre cet épithélium et les gonocytes.

ce qui sera les cellules du cyste, les cellules nourricières (analogues par leur rôle aux cellules de SERTOLI), de ce qui sera les cellules de paroi et les cellules interstitielles. Encore la différence est-elle vague pendant longtemps ! Il est à noter d'ailleurs que toutes les cellules mésenchymateuses intra-tubulaires ne paraissent pas se transformer en cellules du cyste. Il reste, au centre du futur tube séminifère un groupe de cellules dont on ne saisit pas bien les transformations ultérieures. Elles sont probablement destinées à disparaître.

Les cellules extra-tubulaires se différencieront alors en cellules de paroi des tubes et cellules interstitielles. Les cellules interstitielles ne semblent prendre que très tard les caractères que nous leur trouverons chez l'adulte. Ainsi, chez une jeune *Rana esculenta* en préspermatogénèse (fig. x), il y a à peine de tissu interstitiel, alors qu'il est abondant chez l'adulte de la même espèce.

A une époque avancée du développement, la glande génitale est toujours recouverte par l'épithélium péritonéal.

Préspermatogénèse

Je n'ai jamais trouvé que des gonies indifférentes dans les testicules des jeunes grenouilles et des jeunes crapauds de 2-3 centimètres recueillis en été ou en automne, ou même aux mois de février, mars, avril (1). En avril, mai, on trouve les premiers efforts de spermatogenèse chez les petites grenouilles (*Rana esculenta* de 3 centimètres environ), qu'on rencontre dans les prés, tandis qu'à la même époque il n'y a encore que des gonies chez les grenouilles trouvées dans des sources froides. Tous ces animaux sont âgés d'un an environ puisque la ponte de *Rana esculenta* a lieu en mai-juin. KING (**1907**), indique que chez *Bufo lentiginosus* de 2 centimètres, il n'y a que des gonies et des cellules folliculeuses. A 3 centimètres, il y a des spermatocytes, à 5 centimètres des spermatozoïdes, montrant ainsi une corrélation entre la taille de l'animal et l'évolution des cellules sexuelles. Cela est vrai, sans doute, si les animaux sont dans les mêmes conditions, cela n'est pas vrai si les animaux sont dans des conditions différentes. Ainsi, de deux petites grenouilles, dont la

(1) On trouve assez facilement de jeunes grenouilles, en hiver et au premier printemps, dans les sources à température constante. Il semble que les jeunes animaux trouvés au printemps soient âgés d'environ un an. Cependant il est certain que les différences de nourriture et surtout de température influent considérablement sur le développement des Batraciens. Il se peut que ces petites grenouilles soient âgées de plusieurs années et soient demeurées petites par suite de l'insuffisance de nourriture ou de la froideur de l'eau. J'ai trouvé dans les mêmes sources des têtards de grenouille et de triton avant l'époque où ces animaux pondent. Ces têtards, non évolués, avaient par conséquent un an au moins.

plus grosse (3 cm. ½) vient d'une source froide, la plus petite (2 cm. ½) d'un fossé chauffé par le soleil, il arrive que cette dernière seule présente de la spermatogenèse. Il semble donc que ce soit plutôt les conditions de température que les conditions de taille qui déterminent la première poussée spermatogénétique. Je n'ai d'ailleurs, à ce sujet, que quelques observations de hasard, n'ayant pu me procurer le matériel nécessaire pour étudier complètement cette intéressante question. Je n'ai d'ailleurs assisté aux premiers efforts spermatogénétiques que chez *Rana esculenta*, chez qui la préspermatogénèse paraît se produire vers la saison chaude, dans la première année, sans avoir lieu à la même époque que la poussée annuelle de spermatogénèse.

FIG. X. Testicule de *Rana esculenta* (3 cm.) en préspermatogénèse ; *a*, gonie primitive ; *h*, gonie secondaire ; *s*, spermatocyte ; *o*, gonie en voie d'évolution oviforme.

Il faut remarquer que chez l'adulte de cette espèce, on trouve à tous les moments de l'année des efforts abortifs de spermatogénèse. Il serait très intéressant d'étudier la préspermatogénèse chez *Rana temporaria* par exemple, pour voir si elle se produit au moment de la première saison chaude, ou bien si elle a lieu à l'époque de l'année relativement précise où commence la spermatogénèse chez cette espèce (1).

(1) Il y a là une lacune regrettable dans ce travail. Je m'efforcerai de la combler dès que je pourrai recueillir le matériel nécessaire. Cette étude apporterait peut-être des documents précieux pour déterminer la cause de la poussée spermatogénétique annuelle.

Chez *Rana esculenta*, la préspermatogénèse est caractérisée au début par la multiplication active des gonies (fig. x). Les produits de cette division restent groupés dans une même enveloppe de cellules folliculeuses, ce qui caractérise les spermatogonies secondaires. Ces cellules ont, pour la plupart, les caractères morphologiques des gonies secondaires, que nous étudierons ailleurs. Elles dégénèrent en grand nombre, le plus souvent par pycnose. Chez un certain nombre de ces cellules, on assiste au début des phénomènes caractéristiques de la prophase hétérotypique et il semble que ce soit à ce moment surtout qu'intervienne la dégénérescence par pycnose. Nous verrons, d'ailleurs, au cours de ce travail, que la dégénérescence par pycnose est fréquente chez les spermatocytes pendant la prophase hétérotypique. Il y a aussi des noyaux qui semblent devenir pycnotiques sans que les phénomènes d'accroissement aient commencé. Dans les préparations que j'ai eues sous les yeux, la dégénérescence atteignait toutes les cellules au stade spermatogonie de deuxième ordre et au début de la période dite d'accroissement. L'évolution des éléments sexuels n'atteignait jamais le stade que la division spermatocytaire. Il est probable cependant que chez les animaux plus âgés ou dans d'autres conditions, l'évolution peut aller plus loin, tout en étant abortive comme cela s'observe chez les Vertébrés supérieurs (Prenant, **1887**).

Pendant la préspermatogénèse et même longtemps avant, on trouve parmi les gonies primitives, aussi bien que parmi les gonies groupées dans le même cyste ou gonies secondaires, des cellules qui s'accroissent considérablement pendant que leur noyau s'arrondit et prend les caractères si particuliers du noyau de l'ovocyte au début de la période d'accroissement : pulvérisation de la chromatine, multiplication des nucléoles, en un mot tous les caractères des spermatogonies en dégénérescence oviforme. Cette évolution semble être en effet de nature dégénérative et les cellules ainsi hypertrophiées dégénèrent en grand nombre.

Je n'insisterai pas ici sur cette dégénérescence oviforme que j'ai signalée déjà dans le testicule adulte et que j'étudierai en détail à propos des gonies de premier ordre. J'insisterai seulement sur ce fait que les gonies prennent en grand nombre les caractères ovocytaires avant de dégénérer lors de la préspermatogenèse. Dans une préparation, plus de la moitié des gonies subissaient cette transformation.

Lors de la première poussée spermatogénétique chez *Rana esculenta*, les tubes ou ampoules séminifères ne sont pas parfaitement limités et on trouve en certains points une continuité parfaite entre le tissu inter-

tubulaire et les cellules des cystes (fig. x). Il n'y a pas de cellules interstitielles différenciées alors que ces cellules sont tout particulièrement abondantes chez l'adulte de la même espèce.

Schmidt Marcel (1909) a indiqué qu'il existait chez les jeunes grenouilles non seulement des mâles et des femelles, mais aussi des formes intermédiaires, et que celles-ci se transformaient ensuite en mâles par dégénérescence d'ovocytes. Je pense que ces formes intermédiaires sont pour la plupart des mâles chez qui l'évolution oviforme est particulièrement marquée comme cela se voit à la préspermatogénèse. Je ne nie d'ailleurs pas que ces animaux soient à ce moment des « formes intermédiaires », mais ce n'est qu'un cas particulier d'un phénomène général : l'indifférence sexuelle des cellules mères et la possibilité de leur évolution en deux sens opposés.

DEUXIÈME PARTIE

Anatomie microscopique et évolution saisonnière du testicule.

CONSTITUTION GÉNÉRALE ET MODE DE RÉGÉNÉRATION

Le testicule des Urodèles est généralement constitué par un, quatre, et même jusqu'à six lobes: habituellement un seul chez la salamandre, deux, trois ou quatre chez les tritons, jusqu'à six chez les axolotls de grande taille. Le nombre de ces lobes n'a rien de fixe, il paraît dépendre davantage de la taille de l'animal que de l'espèce.

Nussbaum (1880), Ploetz (1890), puis Nussbaum (1906), ont étudié l'influence de diverses conditions biologiques sur le nombre de lobes testiculaires : l'influence de l'âge, mesuré par la taille de l'animal (en réalité c'est l'influence de la taille et non de l'âge, car j'ai des observations certaines qui prouvent que la taille des Batraciens dépend bien plus des conditions de nutrition que de l'âge). Le nombre des lobes est proportionnel à la taille (1). Nussbaum a étudié aussi l'influence du jeûne : le jeûne ne diminue pas la taille des lobes et ne ralentit pas la multiplication des cellules sexuelles, ainsi que l'a montré Morpurgo (1888) pour la grenouille. Nussbaum a fait jeûner ses animaux assez peu de temps. De mon côté, j'ai observé cependant que les glandes génitales avaient un développement encore relativement considérable, quoique bien au-dessous de la normale, chez un triton qui avait jeûné un an et demi et qui était presque réduit à l'état de squelette. Il est certain que l'influence du jeûne ne se fait sentir que tardivement sur les glandes génitales, mais un Urodèle qui a toujours été soumis à des conditions de nutrition défectueuses et qui est resté petit, a généralement peu de lobes testiculaires, tandis qu'un animal d'un an, bien nourri, grandit vite et possède un testicule à lobes nombreux ; cela prouve que le nombre de lobes ne dépend pas de l'âge.

Les variations spécifiques du nombre des lobes semblent être en

(1) Au moins chez une même espèce, il y a toujours moins de lobes chez Salamandre que chez Triton à égalité de taille.

grande partie en rapport avec la taille de l'espèce : très nombreux chez l'axolotl, plus nombreux chez triton *cristatus* que chez triton *palmatus* et *punctatus*. Cependant, les salamandres qui sont d'assez grande taille, ont rarement plus d'un ou deux lobes.

Pendant l'hiver, chaque lobe est constitué par deux parties bien distinctes : une zône comprenant des gonies de premier ordre et quelquefois aussi des gonies de deuxième ordre, et une zone constituée par des cystes renfermant des spermatozoïdes mûrs (fig. 1). Les rapports de ces deux zones n'ont rien de fixe ; tantôt, on trouve la zone à gonies à une extrémité du testicule où elle constitue une sorte de prolongement, ainsi que l'a décrit Meves (1896) chez *Salamandra maculosa*, et ainsi que je l'ai vérifié le plus souvent chez cette espèce, quoique cette disposition n'y soit pas rigoureusement constante ; tantôt, la zone des gonies occupe le milieu du testicule et se trouve flanquée de deux zones à spermatozoïdes; tantôt (*Triton vulgaris*, fig. 1, mais pas toujours) les gonies sont appliquées contre les cystes à spermatozoïdes ou plus ou moins mêlées à eux (Triton, Axolotl).

Autant qu'on peut en juger par les descriptions de Mac Gregor, *Amphiuma mexicana*, *Necturus maculatus*, *Diemyctylus viridescens*, *Desmognatus fusca*, ont des testicules bâtis sur le même type. On ne peut pas parler de tubes séminifères chez les Urodèles ainsi que l'ont fait remarquer Meves (1896), Mac Gregor (1899). Il n'y a que des spermatogonies et des cystes de spermatozoïdes séparés par un tissu conjonctif irrégulier. Généralement on distingue plus ou moins nettement une plage à gonies du côté opposé aux voies efférentes et une plage à spermatozoïdes du côté des voies efférentes (fig. 1). Au moment de l'accouplement, les cystes à spermatozoïdes se vident et la plage à gonies qui a déjà commencé à évoluer dès la fin de l'hiver produit de nombreux cystes de gonies secondaires qui repoussent les cystes vidés de spermatozoïdes. Ces derniers subissent alors une transformation en un tissu glandulaire analogue au tissu interstitiel (fig. 2), puis ce tissu dégénère et disparaît.

Il y a donc dans les testicules des Urodèles un renouvellement annuel d'une extrémité à l'autre de la glande, une évolution linéaire comme chez beaucoup d'Invertébrés, un peu plus irrégulière seulement. Il s'y forme pendant un court moment un tissu glandulaire que nous étudierons plus tard en détail.

Nussbaum (1906) admet que chez les Urodèles la régénération se

fait en partie par la plage à gonies, en partie par les gonies restées dans les cystes. Je n'ai jamais rien vu de semblable; il ne reste pas de gonies dans les cystes, mais il y en a quelquefois qui sont entraînées entre les cystes; elles sont destinées à régénérer. La régénération se fait chez les Urodèles aux dépens de la zone régénératrice comme chez les Sélaciens.

Il m'a semblé quelquefois que le *Bombinator* présentait la particularité que Nussbaum prête aux Urodèles, c'est-à-dire que la régénération se fait en partie par la plage à gonies, en partie par les gonies restées dans les cystes. En tous cas, on trouve souvent chez cet animal, à un pôle du testicule, quelques tubes dont les gonies n'évoluent pas au moment de la spermatogénèse, comme cela s'observe chez les Urodèles; et cependant il est bien certain que les gonies des tubes séminifères évolutifs ne se transforment pas toutes au moment de la spermatogénèse, et recommencent à fonctionner l'année suivante. Il y aurait donc chez cet animal un mode de régénération mixte ou double, établissant le passage entre celui des Urodèles et celui des Anoures. Cet Anoure a d'ailleurs bien d'autres caractères qui le rapprochent des Urodèles et en font un type de transition.

Au contraire, chez les Anoures, et pendant l'hiver, le testicule est constitué par un certain nombre de loges ou de tubes courts limités par une paroi conjonctive bien nette (fig. 6,8). Ces tubes sont séparés par un tissu interstitiel plus ou moins abondant selon les espèces et dans lequel circulent les vaisseaux (fig. 6). J'ai constaté cette disposition chez *Rana esculenta*, *Bufo vulgaris*, *calamita* et *pantherina*, *Hyla arborea*, *Alytes obstetricans* où le tissu interstitiel est assez abondant ; chez *Bombinator*, où le tissu interstitiel est très réduit (fig. 4), chez *Rana temporaria* où il est à peu près nul pendant l'hiver (fig. 8).

Les tubes séminifères renferment des spermatogonies et des spermatozoïdes. Ainsi que l'ont vu V. La Valette Saint-George, M. Duval, Bertacchini, chez *Rana temporaria* les spermatogonies primitives sont groupées en une sorte de couche pariétale d'aspect presque épithélial et les spermatozoïdes sont réunis en faisceaux réguliers (fig. 8-13). Chez d'autres espèces : *Rana esculenta*, *Bufo*, on trouve en hiver des spermatogonies II et même des spermatocytes (fig. 6 et 11), ce qui a été vu et mal interprété d'ailleurs par Friedmann (1896).

ÉPOQUE DE LA SPERMATOGÉNÈSE

La genèse des spermatozoïdes n'a lieu chez les Batraciens qu'en un seul moment de l'année, presque toujours à la fin de l'été et à l'automne ; c'est du moins la règle. Cette époque de spermatogénèse est, à peu de chose près, la même chez des espèces dont l'accouplement a lieu à des époques différentes de l'année ; ainsi, elle est la même pour *Rana temporaria* qui s'accouple en mars que pour *Rana esculenta* qui s'accouple en juin.

L'époque de la genèse des spermatozoïdes ne dépend donc pas de l'époque de l'accouplement.

La spermatogénèse a généralement lieu assez peu de temps après l'accouplement ainsi que l'indique le tableau suivant établi par mes observations jointes à celles que j'ai trouvées dans la littérature.

Espèces	Époque de l'accouplement	Époque de la spermatogenèse (2)
Rana esculenta	Juin	Fin juillet à fin septembre.
Rana temporaria . . .	Mars-avril . . .	Fin juillet, août et septembre.
Bufo calamita	Juin	Fin juillet à septembre.
Bufo vulgaris	Mars-avril . . .	Fin juillet à septembre.
Alytes obstetricans . .	Mai	Juillet-août.
Bombinator pachypus (1)	Mai-juin	Juillet-août.
Bombinator igneus . .	Avril-mai . . .	Juillet-août.
Triton alpestris	Mai	Fin juillet-septembre.
Triton palmatus . . .	Mai	id
— *vulgaris*	Avril	id
— *cristatus*	Mai-juin	id
Salamandra maculosa .	Avril	Juillet-septembre.
Amblystoma (axolotl) .	Mars	Juin-août.
Hyla arborea	Avril	Juillet-août.
Diemyctylus viridescens (M. Grégor)	Avril	Été.

(1) Les *Bombinators* sont donnés comme s'accouplant deux fois par an. Je n'ai jamais vérifié cela pour les échantillons que j'ai trouvés dans les Vosges.

(2) Ce terme est évidemment vague, je puis le préciser en disant que la première des dates indiquées est celle où l'on trouvera des spermatocytes au moment de la première division de réduction; la deuxième, celle où l'on trouvera la spermiogénèse. Bien entendu, si l'on veut trouver des spermatogonies de deuxième ordre, il faudra chercher un peu plus tôt. D'ailleurs, on a des chances de rencontrer à la fois tous les stades chez les espèces où la spermatogénèse annuelle ne se fait pas en une seule poussée, mais en plusieurs poussées successives : *Rana esculenta* (fin juillet), *Bombinator* (juillet), *Hyla* (juillet), *Bufo* (fin juillet), *Alytes* (commencement d'août).

D'après Mac Gregor (1899), *Cryptobranchus alleghaniensis* fait exception à cette règle, la spermatogénèse ayant lieu en juillet et l'accouplement en août, c'est-à-dire que la spermatogénèse précède l'accouplement. Il en est de même de *Necturus maculatus*, chez qui la spermatogénèse aurait lieu probablement en été et qui s'accouple à l'automne, bien que la femelle ne ponde qu'au printemps. Chez le Protée, on indique que la reproduction a lieu à tous les moments de l'année. Il semble donc que chez les Pérennibranches, les glandes génitales évoluent autrement que chez les autres Batraciens. Je n'ai pas eu l'occasion de vérifier cela par moi-même.

Il résulte de ce tableau que, si l'on excepte les Pérennibranches que nous venons de citer, la production des spermatozoïdes a lieu très longtemps avant leur utilisation. Les spermatozoïdes restent près d'un an dans les tubes séminifères dans lesquels ils semblent subir une sorte de maturation chimique ainsi que nous le verrons plus loin.

Si la spermatogenèse a toujours lieu à un moment seulement de l'année, elle peut avoir l'eu en une seule poussée, en un petit nombre de poussée successives, ou en un grand nombre de poussées. Je m'expliquerai mieux par des exemples : Chez *Rana temporaria* (*Cf.* Duval 1886, Bertatacchini 1892), toutes les spermatogonies II se forment à peu près en même temps, ou en plusieurs poussées qui se suivent de très près. Elles se transforment en même temps en spermatocytes et en spermatides. Au contraire, chez *Rana esculenta*, et surtout *Bufo*, *Hyla*, les cellules indifférentes se transforment en spermatogonies II successivement, par petites poussées, il en résulte qu'on trouvera en même temps, dans un même tube séminifère, par exemple des spermatides provenant d'une d'une première poussée, des spermatocytes provenant d'une deuxième, et des spermatogonies II provenant d'une troisième (fig. 7). Au contraire, chez *Rana temporaria*, il arrive qu'on ne trouvera dans les tubes séminifères que des spermatocytes, avec, bien entendu, des spermatogonies résiduelles. Chez les Urodèles, l'évolution se fait généralement sur le type *Rana temporaria*, ou sur un type voisin, les diverses poussées se suivant de près; on ne trouve guère tous les stades au complet dans un seul testicule (1).

Il est évident que ce mode d'évolution se rapproche de celui des Vertébrés inférieurs et des Invertébrés. Au contraire, le type *Rana esculenta*, et surtout *Bufo*, *Hyla*, où les poussées se suivent de très

(1) C'est surtout chez ces espèces qu'on observe une préspermatogénèse annuelle.

loin, et où il se produit de nouvelles poussées depuis juin jusqu'à fin septembre, rapproche ces animaux des Vertébrés à spermatogénèse constante.

Parmi les diverses poussées de spermatogénèse qu'on observe chez eux, il en est une qui est plus importante que les autres et qui rappelle ce qu'on observe chez le type *Rana temporaria*. En somme, si l'on établit une courbe de l'activité de la spermatogénèse chez les diverses espèces, cette courbe part toujours de 0 pour passer par un maximum et revenir à 0, mais la forme de la courbe diffère, s'élevant rapidement chez certaines espèces, lentement au contraire chez d'autres (graphiques I et II).

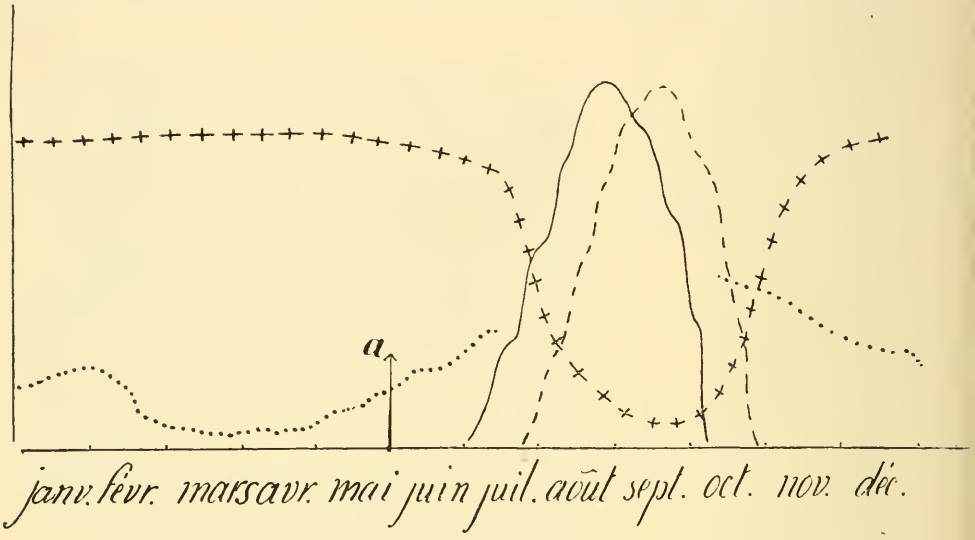
Fig. XI. Aspect d'une coupe de testicule de *Bufo vulgaris* en hiver. (Évolution préspermatogénétique annuelle.)

Chez les Urodèles que j'ai examinés, *Salamandra atra et maculosa*, *Tritons*, *Axolotl*, il n'existe rien qui soit analogue au tissu interstitiel avant l'époque de l'accouplement. Aussitôt que les spermatozoïdes sont expulsés des cystes, les cellules de la paroi des cystes et les cellules voisines subissent une augmentation de volume considérable, se chargent d'enclaves, et prennent un aspect très semblable à celui des cellules interstitielles des Anoures (fig. 2-3). Ces cellules dégénèrent à mesure que la spermatogénèse se développe, mais pendant un à deux mois (vers mai-juin), elles occupent une très large place dans le testicule (1). Chez les Anoures, le tissu interstitiel subit des variations considérables suivant les saisons : Chez *Rana esculenta*, il n'est pas sensiblement plus développé au moment de l'accouplement (cf. fig. 6), et il diminue de plus en plus lorsque

(1) Je me demande comment un phénomène tel que la formation d'un tissu aussi important par son volume a pu échapper aux auteurs, surtout à ceux qui comme Nussbaum se sont occupés de la question de la régénération Pérez (1904), seul a noté l'apparition d'un tissu graisseux.

la spermatogénèse bat son plein (fig. 7). De même chez *Bufo*, *Hyla*, *Alytes*. Chez *Rana temporaria*, le tissu interstitiel, qui est extrêmement réduit tout l'hiver (fig. 8), subit une augmentation considérable après l'accouplement lorsque les tubes séminifères sont vides de spermatozoïdes (fig. 10), pour disparaître complètement lors de la spermatogénèse.

Nous étudierons d'ailleurs l'évolution de ce tissu en détail, mais ce rapide coup d'œil sur ses modifications est nécessaire pour bien saisir



I. Graphique de la spermatogénèse chez *Rana esculenta*. Le trait plein — représente l'intensité de la spermatogénèse évaluée par le nombre de spermatocytes I en prophase; le trait ----- représente l'intensité de la spermatogénèse évaluée par le nombre de jeunes spermatides. Le trait + + + + l'abondance du tissu interstitiel (évaluée par la surface qu'il occupe dans une coupe) le trait..... les poussées préspermatogénétiques, évaluées par le nombre de spermatocytes I dégénérescents.

ce qui suit. Au moment de la spermatogénèse, lorsque celle-ci bat son plein, le tissu interstitiel a perdu ses caractères pour retourner à une sorte d'état indifférent ; il est tel qu'il se présentait lors de la formation de tubes séminifères. C'est un tissu mésenchymateux, quelquefois même nettement collagène (fig. 5-7-12). En même temps, les parois des tubes séminifères cessent d'être évidentes, il y a quelquefois confusion complète entre les cellules mésenchymateuses extra-tubulaires et celles qui se trouvent à l'intérieur des tubes; on ne peut plus distinguer les unes des autres. Il y a en quelque sorte retour à l'état embryonnaire qui précède la formation des tubes séminifères. A ce moment, le testicule des Anoures ne diffère pas fondamentalement de celui des Urodèles à la même époque. Chez les uns comme chez les autres, on distingue seulement

des cystes séparés par des travées conjonctives dans lesquelles il est souvent impossible de distinguer même la direction générale des cloisons qui séparaient les tubes (fig. 5-7). J'ai observé cette modification chez *Rana esculenta* et *temporaria*, et *Bombinator igneus*, *Alytes obstetricans*. Je pense qu'elle est générale (1). Les tubes séminifères des Batraciens ne sont donc pas des formations permanentes, au moins chez les espèces que nous venons de citer et surtout chez *Bombinator*. A la fin de la spermatogenèse, le tube se reforme peu à peu.

Le testicule des Anoures diffère donc de celui des Urodèles parce qu'il n'y a pas évolution d'une extrémité à l'autre de la glande, mais que la multiplication des cellules sexuelles rayonne autour de nombreux foyers. Le testicule des Anoures est d'ailleurs cloisonné en un certain nombre d'ampoules, de tubes ou de loges, qui sont homologues aux tubes séminifères des Vertébrés supérieurs, mais qui n'ont pas encore un caractère absolument permanent. Chez le *Bombinator*, la régénération se fait de l'une et l'autre manière, c'est un type de transition.

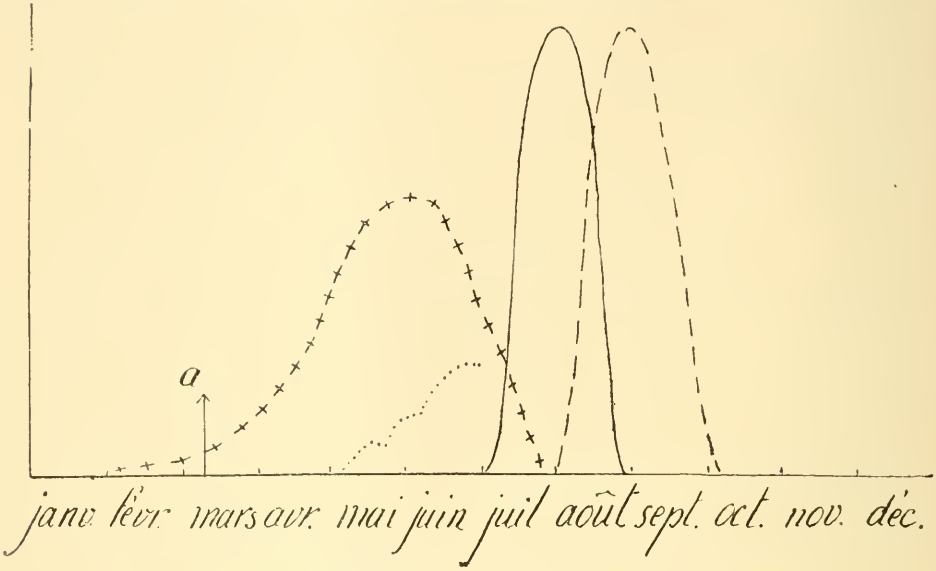
Un grand intérêt s'attache à cause de cela à tout ce qui a trait aux éléments annexes du testicule chez les Batraciens, parce qu'on peut, en comparant les Anoures et les Urodèles, établir des homologies entre les éléments du tube séminifère des Vertébrés supérieurs et ceux des testicules non tubulaires des Vertébrés inférieurs et des Invertébrés.

PRÉSPERMATOGÉNÈSE ANNUELLE

Entre les périodes de spermatogénèse, on observe, chez les Batraciens, surtout chez les Anoures, une spermatogénèse abortive qui dure plus ou moins longtemps ; une sorte de préspermatogénèse annuelle analogue à celle que Loisel (1900) a décrite chez le moineau. Sa durée et ses caractères sont très variables suivant les espèces : chez *Rana esculenta*, elle dure toute l'année, même en plein hiver (fig. 6, 11). Cette spermatogénèse incomplète aboutit à des produits qui avortent vers le stade spermatocyte de deuxième ordre. C'est elle qui a pu faire dire à divers auteurs : Von La Valette Saint-George (1875), Friedmann (1896 *a*), que la spermatogénèse durait toute l'année chez cette espèce. Les différentes espèces du genre *Bufo*, *Hyla arborea* (fig. XI), semblent être toutes dans le même cas que *Rana esculenta*. Chez *Bombinator igneus* et *pachypus*, la présper-

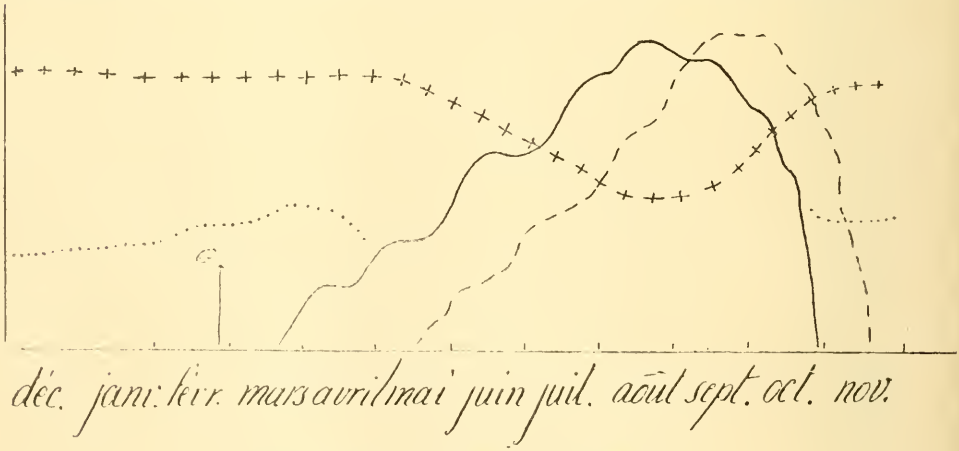
(1) Elle est cependant plus marquée chez *Bombinator*, *Alytes*, *Rana esculenta* que chez *Bufo*, *Hyla*.

matogénèse ne semble guère se manifester qu'à l'automne et au printemps (fig. 4); elle n'est pas toujours abortive, c'est simplement une pous-



II. Graphique de la spermatogénèse chez *Rana temporaria* (mêmes signes que plus haut).

sée spermatogénétique plus réduite, peu importante quantitativement, mais aboutissant à des produits normaux. Chez *Rana temporaria*, elle ne se manifeste que pendant un ou deux mois avant la spermatogénèse

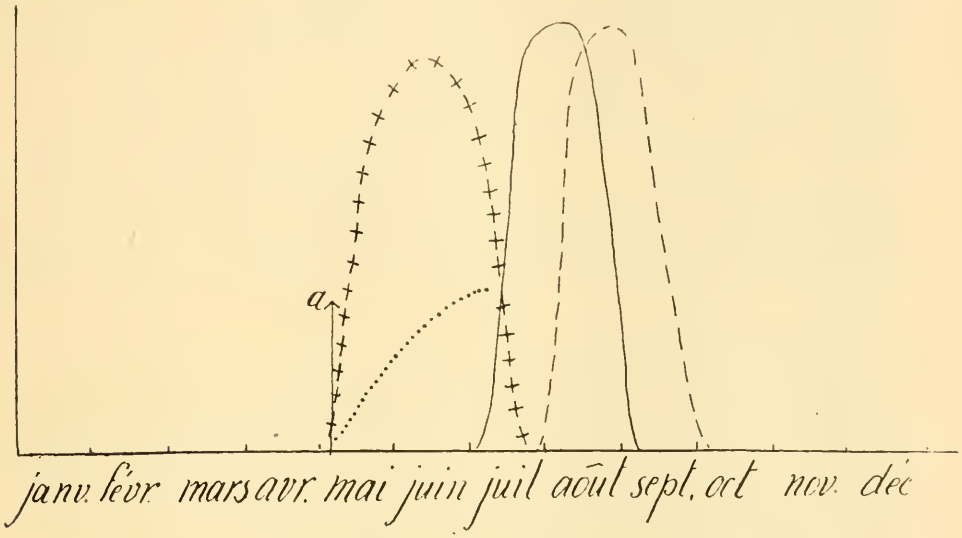


III. Graphique de la spermatogénèse chez *Bufo vulgaris*.

vraie et semble même pouvoir manquer dans un certain nombre de cas.

On observe presque toujours chez les Urodèles, des poussées de sper-

matogénèse aussitôt après l'accouplement. Il est fréquent de voir les cystes de spermatocytes dégénérer en masse au moment du début de la spermatogénèse (fig. 3). HERMANN (1891) avait déjà noté l'existence de ces dégénérescences. Il est certain qu'elles ont la signification d'une évolution abortive et imparfaite des éléments séminaux, on ne les rencontre presque jamais pendant la période où la spermatogénèse bat son plein. Souvent, l'évolution des éléments de ces petites poussées spermatogénétiques va jusqu'à la formation de spermatides et de spermatozoïdes,



IV. Graphique de la spermatogénèse chez Triton alpestris.

elles sont cependant abortives, car ces spermatozoïdes sont alors phagocytés et dégénèrent en tous cas au moment de la grande poussée de spermatocytes. Il semble donc que, chez les Batraciens, il y ait constamment, avant l'époque de la spermatogénèse, une période d'efforts inefficaces analogue à la préspermatogénèse signalée par PRENANT (1887) chez les Mammifères, analogue à la préspermatogénèse que nous avons étudiée chez le jeune animal.

Il faut poser ici une question de physiologie cytologique importante et se demander : quelle cause détermine l'évolution spermatogène des gonies ? Quelle cause provoque à un moment de l'année relativement précis, la multiplication intense des spermatogonies suivant un mode nouveau, leur évolution dans le sens spermatogène, alors, qu'en d'autres temps, les gonies se multiplient comme des cellules ordinaires ?

Je n'ai pas la prétention de résoudre définitivement cette question. Je crois cependant avoir recueilli quelques indications qui permettent d'entrevoir la solution de ce problème qui n'est qu'un cas particulier de celui, plus général, du mécanisme de la croissance des tissus et de la régulation du volume des organes.

La cause inconnue qui provoque la multiplication spermatogène paraît agir toute l'année à un faible degré et imparfaitement chez les animaux tels que *Rana esculenta* où il y a continuellement préspermatogénèse ; elle se développe, au contraire, rapidement chez ceux où il y a une préspermatogénèse courte suivie immédiatement de la spermatogénèse vraie, comme *Rana temporaria*. Or, il faut remarquer que les espèces qui ont de la préspermatogénèse toute l'année, comme *Rana esculenta*, *Bufo vulgaris*, ont toute l'année du tissu interstitiel abondant, à caractère glandulaire, tel qu'on peut l'appeler avec Bouin et Ancel (1904) : glande interstitielle. Au contraire, chez les Urodèles et les espèces à spermatogénèse nettement temporaire, un tissu analogue ne se développe qu'après l'accouplement, un peu avant le moment où se produit la poussée spermatogénétique.

Chez toutes les espèces, la poussée spermatogénétique s'achève lorsque le tissu interstitiel est à peu près complètement régressé ; par conséquent, le tissu n'est pas utile à la fin de l'évolution des éléments sexuels. Les spermatocytes déjà formés achèvent leur évolution sans lui, mais il ne s'en produit plus de nouveaux.

Il semble donc que la spermatogénèse commence lorsque le tissu glandulaire est développé et qu'elle cesse dès que ce tissu n'existe plus dans le testicule.

L'examen même sommaire de préparations de testicules chez divers Batraciens aboutit en tous cas à ce résultat : *la grande poussée de spermatogénèse se produit au moment où le tissu interstitiel se résorbe* (1).

Il semble qu'il y ait une relation entre l'évolution du tissu interstitiel et celle des éléments spermatiques. Nous étudierons plus loin ces relations avec plus de détail.

Il est à remarquer que chez les Urodèles et chez *Rana temporaria*, la présence de tissu glandulaire suit l'accouplement et précède la spermatogénèse, ce qui peut expliquer l'intervalle de temps notable qui

(1) Chez les espèces où la spermatogénèse a lieu en plusieurs poussées espacées (*Rana esculenta*, *Bufo vulgaris*, *Hyla*) la régression du tissu interstitiel se fait lentement et n'est complète qu'à la fin de la spermatogénèse ou est incomplète, ce fait cadre bien avec l'hypothèse d'un rapport entre le tissu interstitiel et la spermatogénèse.

s'écoule entre l'époque de chacun de ces phénomènes. Il y a cependant l'exception signalée par Mac Gregor de *Cryptobranchus alleghaniensis*, chez qui la spermatogénèse suit immédiatement l'accouplement. Il serait intéressant de connaître l'évolution du tissu glandulaire chez cet animal.

RÉSUMÉ

1° Il n'y a pas chez les Urodèles de tubes séminifères ;

2° Il se développe dans leur testicule un *tissu glandulaire* dans les cystes vides de spermatozoïdes. Ce tissu dure de l'époque de l'accouplement à l'époque de la grande poussée de spermatogénèse (fig. 2-3) ;

3° Il y a, en hiver, chez les Anoures, des ampoules ou tubes séminifères bien nets, entre lesquels on trouve un *tissu interstitiel* variable suivant les espèces (fig. 4-6-8) ;

4° Au moment de la spermatogénèse, la division en tubes séminifères peut s'effacer et disparaître, quelquefois complètement : cellules interstitielles et petites cellules dites folliculeuses se trouvent alors plus ou moins confondues (fig. 5-7) ;

5° Il y a chez tous les Batraciens, une époque de spermatogénèse et une époque de repos. *La spermatogénèse peut avoir lieu en une seule grande poussée* (Rana temporaria, Urodèles), *ou en plusieurs petites poussées qui se succèdent plus ou moins rapidement* (graphique III) ;

6° Les périodes de spermatogénèse sont séparées par une période de repos qui est partiellement ou complètement occupée à des efforts de *préspermatogénèse* (fig. 6) ;

7° L'époque d'apparition de la spermatogénèse chez les Batraciens coïncide avec l'époque de disparition du tissu interstitiel.

TROISIÈME PARTIE

Les cellules mères indifférentes ou gonies primitives

ÉVOLUTION ET CLASSIFICATION DES GONIES

Parmi les spermatogonies des Batraciens, c'est-à-dire parmi les cellules sexuelles qui se divisent comme les autres cellules somatiques, il convient d'en distinguer deux sortes : les cellules indifférentes ou gonies de premier ordre et les gonies en voie d'évolution spermatogène ou spermatogonies de deuxième ordre. Cette division a été établie par divers auteurs, mais pas de façon suffisamment nette. Nous verrons que la différence entre les deux sortes d'éléments est des plus profondes.

Les spermatogonies primitives des Batraciens sont connues des plus anciens auteurs. C. R. Hoffmann (1886) et Gruenhagen (1885) les nommaient « *Primordial Eier* ». Swaen et Masquelin (1883) « ovules mâles », et ces dénominations n'étaient pas sans justesse ainsi que nous le verrons. Von La Valette Saint-George (1875) les a bien étudiées chez diverses espèces. L'attention de Bellonci (1886) a été surtout attirée par leur noyau polymorphe, et O. Schultze (1888) a cru remarquer qu'une nutrition insuffisante augmente leur polymorphisme. C'est Hermann (1889) qui a montré que ce sont des spermatogonies, des cellules mères.

Mac Gregor, (1899) chez *Amphiuma*, distingue déjà des spermatogonies à noyaux profondément polymorphes et des spermatogonies à noyaux moins polymorphes. Eisen (1899 et 1900), chez *Batracoseps*, accentue davantage la différence entre les deux sortes d'éléments, il distingue nettement les « spermatogonies très polymorphes » des « spermatogonies polymorphes ». C'est seulement Jannsens (1901) qui insiste sur la différence entre les deux sortes d'éléments et en donne cette définition : « Les spermatogonies polymorphes de premier ordre ou cellules mères primitives sont très souvent entourées complètement d'une enveloppe de cellules conjonctives ou cellules folliculeuses de La Valette Saint-George ; ces cellules sont toujours bien sphériques et parfaite-

ment indépendantes. Jamais nous n'avons vu deux de ces cellules accolées par une large partie de leur membrane. »

La définition de JANNSENS est excellente et valable pour les Urodèles comme pour les Anoures. Chez ces derniers, les cellules pariétales rangées le long de la paroi des tubes pendant l'hiver et décrites par LA VALETTE SAINT-GEORGE (1875), M. DUVAL (1880), BERTACCHINI (1889), sont des spermatogonies de premier ordre.

Le terme de spermatogonies polymorphes est d'ailleurs mauvais, car, chez certaines espèces, le noyau n'est pas polymorphe. L'expression de cellule mère ou de gonie (1) primitive, ou mieux encore, de cellule indifférente, est de beaucoup préférable.

A la définition de JANNSENS, il faut ajouter quelques caractères importants : la gonie primitive succède immédiatement aux gonocytes indifférents et leur est morphologiquement très semblable ou même identique pour une espèce donnée ; ou plus simplement : *les gonocytes de l'ébauche génitale sont des gonies primitives, des cellules indifférentes qui restent telles toute la vie chez le mâle.*

La gonie I est susceptible de deux évolutions principales, très différentes : 1° *une évolution simplement multiplicative* dans laquelle elle se divise en donnant des cellules semblables à elle-même, qui se séparent l'une de l'autre et s'entourent chacune d'un cyste de cellules folliculeuses ; cette évolution commence dès l'ébauche génitale et se continue constamment, en toutes saisons ;

2° *Une évolution* que j'appellerai *spermatogène.* A certains moments, sous l'influence d'une excitation de nature inconnue, un certain nombre de gonies primitives se divisent en cellules qui ne se séparent pas, restent groupées dans le même cyste et ont des caractères morphologiques différents de ceux des gonies primitives : ce sont les gonies secondaires. Nous verrons qu'accessoirement ou anormalement. les gonies primitives peuvent évoluer dans un autre sens encore et donner des éléments identiques aux ovocytes.

Ces caractères que nous posons dès maintenant seront justifiés par l'étude que nous allons faire des gonies primitives, mais il importait de les signaler tout d'abord pour la clarté de l'exposition.

Les spermatogonies de deuxième ordre sont donc caractérisées morphologiquement, parce qu'elles sont réunies par groupes plus ou

(1) Je dis intentionnellement gonie et non spermatogonie parce que, ainsi que je l'ai fait pressentir déjà, ces cellules ne sont pas encore sexuellement déterminées (voir évolution oviforme page 97).

moins considérables dans une même enveloppe de cellules folliculeuses. Mais leur caractère le plus important doit être tiré de leur évolution. Elles vont en peu de temps se transformer en spermatocytes et en spermatozoïdes. Tandis que *les gonies I sont encore en quelque sorte sexuellement indifférentes*, ainsi que l'a fort bien senti HERMANN (**1889**), qui les nomme « indifferente Keimzellen », *les gonies II sont vouées irrémédiablement et dans un délai très court à l'évolution spermatogène.*

On peut ajouter qu'en général, le noyau des spermatogonies de deuxième ordre est plus régulier que celui des gonies primitives de la même espèce.

Développement des gonies. — J'ai étudié déjà l'origine des cellules sexuelles, mais en laissant de côté l'histoire cytologique des gonies, à travers les transformations de l'ébauche génitale.

Les cellules de l'ébauche impaire sont déjà très différentes des autres cellules, chez les Anoures, elles en diffèrent par leur cytoplasme abondant plus riche en vitellus (M. BOUIN **1900**), et chez les Urodèles par leur noyau qui commence à devenir polymorphe.

Le noyau des gonies est déjà alors assez volumineux, mais extrêmement chiffonné et replié. M. BOUIN compare cette forme irrégulière à celle du noyau de certaines cellules glandulaires et pense qu'elle est en rapport avec l'absorption du vitellus. Je crois plutôt comme DUSTIN (**1907**), que cette forme est due à ce que le noyau se moule sur les plaquettes vitellines voisines (fig. I). On distingue dans le noyau un ou deux nucléoles petits, mais bien caractérisés, figurés déjà par M. BOUIN, et de la chromatine dont l'aspect, comme toujours, varie avec les fixations.

Le cytoplasme renferme du pigment disposé en petites traînées entre les plaquettes vitellines. M. BOUIN (**1900**), DUSTIN (**1907**), G. LEVI (**1912**) attribuent à ce pigment la valeur d'un résidu de la digestion du vitellus, ce qui est possible mais non certain. D'ailleurs, chez *Alytes*, il n'y a pas toujours de pigment à ce stade. Le pigment peut d'ailleurs apparaître et augmenter de quantité lorsqu'il n'y a plus de plaquettes vitellines. Il occupe exactement la situation qu'occuperaient les mitochondries et qu'elles occuperont lorsque le pigment aura disparu (fig. VII) et les grains de pigment ont la même taille que les mitochondries ainsi que l'a déjà observé PRENANT pour le pigment de diverses cellules. Les grains de pigment se groupent comme les mitochondries autour de la sphère.

Lorsque les plaquettes vitellines sont résorbées, les gonocytes ou gonies primitives apparaissent chez les Anoures avec la forme et l'aspect

qu'elles conserveront toute la vie ; on leur voit notamment un noyau plus ou moins polymorphe, un cytoplasme avec une sphère attractive autour de laquelle les grains de pigment peuvent se grouper en paquets denses, en anneaux, en halos, exactement comme feront les mitochondries lorsque le pigment aura disparu.

Chez les Urodèles, l'évolution des gonies se fait de la même manière, mais comme la disparition du vitellus est plus précoce, les gonocytes apparaissent avec des caractères de gonies I dès le stade de l'ébauche impaire (*Cf.* Dustin, Spehl et Polus). Elles restent bourrées de pigment jusqu'au stade de l'ébauche paire secondaire. Les cellules ont bien quelques caractères de gonies primitives : noyau polymorphe, cytoplasme abondant, mais elle sont sensiblement plus petites qu'elles. Leur noyan

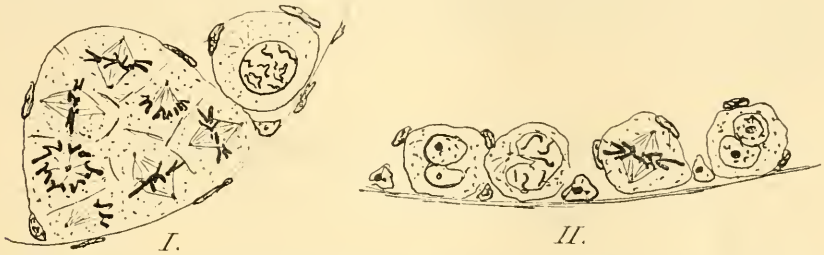


Fig. XII. Synchronisme, de l'évolution des gonies II et asynchronisme de l'évolution des gonies I. *I*, gonies II chez *Rana esculenta* ; *II*, gonies I chez *Rana temporaria*.

est d'ailleurs généralement un peu moins polymorphe que celui des gonies primitives. Ce n'est que plus tard, dans une ébauche paire secondaire déjà âgée, que les caractères des gonies primitives s'établissent complètement. Toutes ces différences tiennent à ce que les phénomènes sécrétoires sont plus marqués dans les gonies I des Urodèles adultes.

Il n'est donc pas étonnant que G. Levi (**1912**) ait constaté que les mitochondries des gonocytes sont semblables à celles des gonies primitives du mâle, puisque ce sont les mêmes éléments. Cet auteur décrit les mitochondries des gonocytes chez *Bufo* commedes chondriocontes courts, bactéroïdes. Il décrit dans ces éléments une sphère attractive qui ne ressemble guère à la sphère attractive des gonies de *Bufo*, et que je n'ai pas retrouvée, ni dans les gonies I de l'adulte, ni dans les gonocytes de l'embryon. Je me demande si ce n'est pas un lobe du noyau qui, chez *Bufo*, est bien plus polymorphe que ne le figure Lévi, et qu'on distingue souvent très mal du cytoplasme avec la méthode de Benda. Il est exact que le chondriome est constitué surtout par des

chondriocontes dans les gonocytes jusqu'à l'époque de préspermatogénèse semble-t-il; ces chondriocontes paraissent toujours courts et sont mêlés de grains arrondis. La seule différence qu'on puisse établir entre les gonocytes d'une ébauche âgée et les gonies primitives est peut-être dans l'aspect des mitochondries. Les chondriocontes sont de règle dans les gonocytes et les grains isolés dans les gonies primitives de l'adulte. Mais il faut remarquer dès maintenant que les gonies de l'adulte qui viennent de se diviser renferment aussi des chondriocontes et sont semblables aux gonocytes. La différence d'aspect entre le chondriome des gonocytes et celui des gonies de l'adulte s'explique aisément parce que les premiers ne sont pas comme les deuxièmes, le siège de phénomènes sécrétoires actifs, et se multiplient au contraire activement. En tous cas, il n'est pas exact de dire avec Rubaschkin (1909-10) que le chondriome des cellules sexuelles diffère de celui des autres cellules et G. Levi s'élève avec raison contre cette assertion.

LES GONIES I CHEZ DIVERSES ESPÈCES

(Formes du noyau des gonies.)

J'ai signalé déjà les variations spécifiques dans la forme des gonies primitives. A cause de ces variations mêmes, il va falloir étudier successivement la forme des gonies primitives chez les diverses espèces.

Je ne m'occuperai ici que de la forme globale, notamment de la forme et de l'aspect du noyau, car si l'aspect d'ensemble diffère, les détails cytologiques se retrouvent dans toutes les espèces.

Salamandra. — Les deux espèces : *Salamandra maculosa et atra* sont identiques de tous points, une seule description suffira.

Les gonies primitives de *Salamandra* ne paraîssent pas avoir été spécialement étudiées par la plupart des auteurs. Flemming (1887) Meves (1896) et autres ne les distinguent pas des spermatogonies de deuxième ordre et leurs descriptions paraissent se rapporter à ces derniers éléments. La description de Nicolas (1892) paraît s'adresser à des spermatogonies primitives. De même, la plupart des travaux qui traitent des noyaux polymorphes intéressent *pro parte* les gonies primitives Nussbaum (1903) s'est occupé spécialement dans un travail récent, de la question des noyaux polymorphes; il établit une différence entre les noyaux mu iformes de Von La Valette Saint-George (1885) et les

noyaux polymorphes (muriformes de FLEMMING et MEVES). Cette distinction paraît justifiée au fond, et semble correspondre à celle que j'établis entre les noyaux incisés au maximum de polymorphisme et les noyaux plus colorables au minimum de polymorphisme. En outre de cela, NUSSBAUM a étudié les variations saisonnières du polymorphisme, l'influence du jeûne, l'influence de l'âge. Il y a dans l'étude de NUSSBAUM plusieurs lacunes fondamentales qui font qu'on n'en peut pas beaucoup utiliser les résultats : 1° il n'établit pas de différence entre les spermatogonies primitives et les spermatogonies secondaires et paraît d'ailleurs ignorer les travaux de JANNSENS, EISEN, etc. D'autre part, il étudie et compare les spermatogonies d'espèces diverses et ne paraît nullement se douter qu'il y a des variations spécifiques extrêmement importantes.

Chez la Salamandre, les gonies I peuvent se présenter sous des aspects divers établissant des intermédiaires entre les deux types extrêmes suivants : 1° cellules à noyau généralement foncé, riche en chromatine, à deux ou trois lobes réunis par des ponts de substance épais. Les lobes sont souvent plus nombreux, rarement moins ; quelquefois cependant, le noyau est arrondi (fig. 202). Le cytoplasme est homogène, finement granuleux, pauvre en enclaves graisseuses : c'est la gonie du type gonocyte. Il est très rare de trouver des gonies primitives à noyau rond, alors que c'est fréquent chez Axolotl par exemple ; 2° Cellules à noyau peu colorable, très lobé et *incisé*, souvent difficile à distinguer du cytoplasme en certains points. En général, il a l'aspect d'un noyau chiffonné et incisé et très replié sur lui-même en E, en S et en M (fig. 201). L'aspect varie beaucoup à cause de la diversité de taille des lobes. En général, le cytoplasme de ces éléments est grossièrement granuleux et riche en enclaves graisseuses (fig. 201).

Ces deux types extrêmes sont réunis par une série continue d'intermédiaires. Dans une même espèce, nous voyons donc que la forme des spermatogonies oscille entre deux types principaux (laissons de côté pour le moment les formes accessoires qu'on peut considérer comme anormales), le type à noyau très polymorphe et enclaves nombreuses et le type à noyau peu polymorphe et à enclaves rares.

Le polymorphisme du noyau a donc un maximum et un minimum. Il en est de même chez toutes les espèces, aussi nous y étudierons surtout les types extrêmes à polymorphisme maximum et minimum, ce qui nous permettra de saisir les variations spécifiques mieux qu'en comparant les formes moyennes. Le degré moyen de polymorphisme peut être (assez

approximativement) estimé par le stade où s'observe la formation du spirème. Chez la Salamandre, le spirème débute généralement dans des noyaux en M ou en S et relativement compliqués, analogues à ceux des leucocytes neutrophiles.

Triton cristatus. — Les gonies I sont assez analogues à celles de la Salamandre, les noyaux étant peut-être un peu moins polymorphes, mais la différence est peu sensible. Comme chez la Salamandre, les noyaux sont clairs au maximum de polymorphisme en même temps que le cytoplasme est chargé d'enclaves graisseuses, tandis qu'au minimum de polymorphisme correspond un état colorable du noyau et un cytoplasme relativement homogène.

Triton alpestris. — Les gonies primitives sont un peu moins polymorphes que dans l'espèce précédente : au minimum de polymorphisme, le noyau est seulement bilobé, profondément incisé, quelquefois trilobé, mais plus rarement. Au maximum, il est bilobé ou en forme de croissant irrégulier, chacun des lobes étant limité par une membrane chiffonnée.

Triton punctatus (ou *vulgaris*). — Il diffère peu du précédent. Il semble que les figures de gonies primitives que donne Jannsens se rapportent à cette espèce. Jannsens semble avoir recherché les noyaux les plus polymorphes qu'il ait pu trouver. Il ne figure que le maximum de polymorphisme.

Triton palmatus. — Il semble que les gonies soient encore moins lobées que dans les espèces précédentes. Au degré de polymorphisme minimum, les noyaux sont quelquefois simplement réniformes ou incisés, mais c'est assez rare. Au degré maximum, ils atteignent la même complication que chez les autres tritons.

Amblystoma mexicana (*Axolotl*). — Les gonies primitives sont de très grande taille. Elles ont très fréquemment des noyaux arrondis ou réniformes (fig. XIII). Les plus polymorphes ont la forme d'un U, d'un S ou d'un Z, avec incisures multiples, et ne diffèrent guère des éléments correspondants de la Salamandre. Ils sont extrêmement pâles et le cytoplasme est bourré d'enclaves (fig. XV). On trouve des cellules à noyau réniforme et incisé. Ce noyau est clair et le protoplasma est bourré d'enclaves. Les gonies à noyaux arrondis représentent le minimum de polymorphisme. Elles ne sont pas rares. Il est certain que chez cette espèce, le polymorphisme nucléaire est moindre que chez les autres Urodèles. Le spirème se développe généralement dans des noyaux ronds ou réniformes (fig. XXXVII).

On comprend qu'il m'est impossible de parler avec quelque sens de la forme des noyaux chez les espèces que je n'ai pas étudiées moi-même. En effet, la plupart des auteurs ne distinguent pas les gonies I et II, et on ne peut savoir s'ils ont dessiné des noyaux moyennement polymorphes ou des types extrêmes. Je pense qu'en général, ils ont dessiné surtout les types extrêmes dont la bizarrerie les a impressionnés. En tous cas, on peut dire que les spermatogonies des Urodèles ont sans doute des noyaux généralement très polymorphes comme chez les Tritons et la Salamandre. (*Amphiuma*, Mac Gregor, **1899**; *Batrachoseps*, Eisen, **1899**). Les varia-

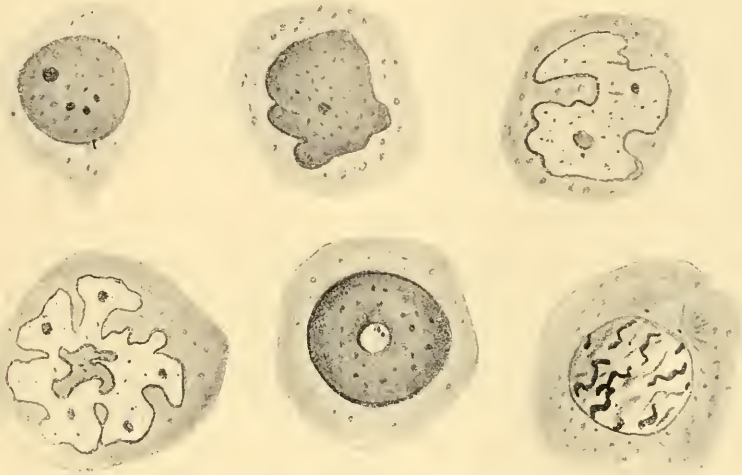


Fig. XIII. Gonies I chez l'*Axolotl*.

tions spécifiques s'observent surtout dans le minimum de polymorphisme. On n'a pas signalé à ma connaissance chez les Urodèles de spermatogonies à noyaux normalement arrondis. Il n'y aurait d'ailleurs rien d'étonnant à ce qu'il en existe chez certaines espèces comme cela a lieu chez les Anoures. L'Axolotl se rapproche sensiblement de ce type.

Bombinator igneus et pachypus. — Les deux espèces sont très semblables, on peut les réunir en une description commune. Les gonies primitives ont un noyau de taille plus grande que chez la plupart des autres Anoures, presque aussi grande que chez les Tritons. D'ailleurs, par nombre de caractères, cet Anoure se rapproche des Urodèles.

Au minimum de polymorphisme nucléaire, le noyau est irrégulièrement arrondi, bilobé, incisé, jamais complètement rond (fig. 19). Comme chez les Urodèles, cette forme correspond avec une richesse remarquable en chromatine et un cytoplasme généralement assez homogène.

Au maximum de polymorphisme, le noyau est clair, en forme de croissant irrégulier et incisé, rejeté à la périphérie de la cellule (fig. 20-21), laissant généralement bien visible le centre cellulaire qui, pour cette raison, est particulièrement facile à étudier chez cette espèce. (Cette disposition périphérique du noyau s'observe aussi chez l'Axolotl, dans les noyaux les plus irréguliers, plus rarement chez Triton, Salamandre.) Le cytoplasme est moins riche en enclaves que celui des gonies I des Urodèles. Entre les deux formes extrêmes, on rencontre fréquemment des intermédiaires : noyau en trèfle, généralement périphérique (fig. 17, 176, 179).

Le *Bombinator* est un objet particulièrement favorable pour l'étude des gonies. Comme chez tous les Anoures, on est certain de rencontrer des gonies I en grand nombre sur une coupe (puisqu'elles sont disposées le long de la paroi des tubes). Le cytoplasme aussi est facile à étudier à cause de la situation périphérique du noyau.

Bufo vulgaris, calamita, pantherina. — Chez ces trois espèces comme aussi chez *Bufo lentiginosus* où les gonies ont été étudiées par King (**1907**), les spermatogonies ont toujours un noyau extrêmement compliqué. Le noyau est constitué par un grand nombre de lobes présentant souvent l'aspect d'une mûre (fig. 36). Lorsque les coupes passent par le centre de ce paquet muriforme, les lobes apparaissent comme rangés en rosette autour d'un espace cytoplasmique central où se trouve la sphère attractive (fig. 36). Au minimum de polymorphisme, le noyau a une forme voisine de celle que nous avons signalée dans les noyaux les plus polymorphes du *Bombinator* et des Tritons. Le noyau est alors foncé, riche en chromatine (fig. 35). Il peut présenter le même caractère dans les noyaux muriformes. C'est dans ces noyaux relativement compliqués que le spirème débute (fig. 37). Les noyaux clairs correspondant aux noyaux les plus polymorphes des espèces précédentes diffèrent des noyaux muriformes en ce qu'au lieu d'être constitués de lobes à peu près arrondis, ils sont constitués de lobes chiffonnés (fig. 34). En même temps, le cytoplasme est plus clair et plus grossièrement granuleux.

Hyla arborea. — Chez cette espèce, le polymorphisme nucléaire atteint un degré qui dépasse tout ce que j'ai observé ailleurs. Au degré le moins compliqué, le noyau a à peu près la même forme que chez *Bufo* à l'état correspondant (fig. 26, 27), et le spirème se forme dans des noyaux à peine plus compliqués que chez les diverses espèces du genre *Bufo* (fig. 29). Mais le degré maximum est caractérisé par des formes lobées et

incisées à l'infini (fig. 24, 25) de telle sorte que le dessin est impuissant à en rendre l'aspect. La patience la plus exercée ne peut suffire pour suivre les innombrables incisures, les multiples replis de la membrane nucléaire qui sont contournés dans tous les sens, s'anastomosent de diverses manières, de telle sorte qu'il est souvent difficile de distinguer ce qui appartient au cytoplasme et ce qui appartient au noyau.

Rana temporaria. — Avec cette espèce, nous revenons à des formes plus simples (fig. XIV). Le noyau des gonies I est, en moyenne, réniforme ou bilobé ou arrondi, avec un peu de cytoplasme qui s'invagine en doigt

FIG. XIV. Gonies I chez *Rana temporaria*, 3-6-7- maximum de polymorphisme et aspect clair du noyau, 8 prophase.

de gant jusqu'au milieu du noyau (fig. 68 à 72). Je ne crois pas qu'il existe régulièrement chez cette espèce de noyaux parfaitement sphériques. Les noyaux les plus compliqués ont une forme de croissant ou de trèfle assez régulier avec des incisures dans divers sens (fig. 65 à 67).

Rana esculenta. — La forme ronde du noyau est la règle chez cette espèce (fig. 51 à 54). Les noyaux réniformes sont rares, les plus irréguliers ont la forme d'un croissant épais et un peu incisé (fig. 57-64). Le noyau rond n'occupe jamais le centre exact de la cellule (fig. 51), il est rejeté sur le côté et la sphère se trouve du côté de la plus grande masse de cytoplasme, en général accolée contre le noyau (fig. 51-57), conformément au schéma établi par M. HEIDENHAIN (**1900**). Le spirème se développe dans des noyaux sphériques ou presque sphériques (fig. 58, 59).

Alytes obstetricans. — Les gonies I ont le même aspect que chez *Rana esculenta* (fig. 40), elles sont peut-être un peu plus irrégulières. Les

éléments sont de taille plus grande que ceux des genres *Rana*, *Bufo* et surtout *Hyla*, moins grande que chez *Bombinator*. Les noyaux en turban décrits par JANNSENS correspondent au degré maximum de polymorphisme (fig. 41). Le spirème se développe dans des noyaux ronds (fig. 42).

CONCLUSION. — Cet examen de chaque espèce en particulier est extrêmement instructif et il s'en dégage un certain nombre de faits intéressants.

Ainsi que je l'ai dit déjà, la forme des noyaux dans le testicule des Batraciens sur laquelle on a tant épilogué est avant tout un caractère d'espèce, ce dont on semble avoir négligé le plus souvent de s'apercevoir. Il y a des espèces à noyau lobé et des espèces à noyau arrondi, et la première condition pour étudier convenablement le polymorphisme nucléaire et la signification cytophysiologique de ses variations, c'est de ne comparer les noyaux que chez un même animal. Les variations spécifiques dominent d'ailleurs considérabement les variations physiologiques. On ne peut expliquer les premières par les conditions diverses dans lesquelles se trouvent les cellules ; on ne peut pas admettre que le polymorphisme plus grand chez la rainette que chez la grenouille est dû aux différences de conditions biologiques de ces deux espèces, surtout si l'on songe que, par ce caractère, la rainette se trouve rapprochée de divers crapauds vivant dans des conditions très différentes. Il faut bien admettre que cette variété des formes est fixée depuis longtemps et fait partie des caractères spécifiques.

D'autre part, il y a une variation constante entre certaines limites, pour une espèce donnée, variation déterminée par des conditions qu'il sera intéressant de rechercher et que nous examinerons longuement tout à l'heure, lorsque nous aurons étudié en détail la cytologie des gonies.

Les gonies primitives se ressemblent en général beaucoup dans les diverses espèces d'un même genre : *Bufo*, *Salamandra*. On peut cependant observer des différences considérables entre deux espèces en apparence voisines : *Rana esculenta* et *temporaria*. Il est à remarquer que les espèces dont les gonies se ressemblent, se ressemblent également par tous les caractères des éléments séminaux, notamment par la forme des spermatozoïdes, tandis que celles qui ont des gonies dissemblables ont aussi des spermatozoïdes très différents (*Rana esculenta* et *Rana temporaria*).

ÉTUDE CYTOLOGIQUE DES GONIES PRIMITIVES

Le noyau

Nous avons passé en revue les variations spécifiques de la forme du noyau, il nous faut étudier maintenant ses variations chez une même espèce. Le *Bombinator* nous offre, pour cette étude, un type bien plus favorable que les Urodèles généralement étudiés. Le noyau, au minimum de polymorphisme est constitué par une masse irrégulière (fig. 19), renfermant de nombreux grains chromatiques. Le suc nucléaire est généralement très colorable. Il existe plusieurs nucléoles de petite taille. Le noyau est souvent pourvu d'une encoche; ou plus exactement, il est percé d'un canal borgne, dans lequel s'introduit le cytoplasme (fig. 19). Ces noyaux massifs sont peu abondants. Au début de la spermatogénèse, les plus abondants sont des formes moyennes, bilobées ou trilobées (fig. 17). Chaque lobe renferme un assez gros nucléole.

Le noyau occupe une situation généralement périphérique ainsi que nous l'avons dit. Les noyaux d'aspect tout à fait clair et très polymorphes sont plus rares; ils renferment peu de chromatine (fig. 20); le suc nucléaire ne s'y colore pas; les nucléoles sont nombreux. Ces noyaux sont en outre caractérisés par des incisures assez nombreuses, perpendiculaires à la membrane nucléaire, pénétrant jusqu'au milieu des lobes et qui leur donnent un aspect tout particulier. Il y a donc un ensemble de caractères structuraux qui accompagnent le maximum de polymorphisme, et diffèrent de ceux qui accompagnent le degré minimum. Ceci s'observe chez toutes les espèces que j'ai étudiées; toujours le maximum de polymorphisme nucléaire est marqué par la pauvreté en chromatine (fig. 24, 34, 57, 66, 201), l'abondance des nucléoles, la fréquence des incisures profondes dans le noyau ou dans ses divers lobes. Cet état s'observe dans des noyaux peu compliqués, chez les espèces à noyaux voisins de la forme sphérique : *Rana esculenta*, *Alytes* (fig. 41, 57), ou au contraire dans des noyaux extrêmement compliqués, chez *Hyla*, *Bufo*.

Chez les Urodèles, même observation : l'aspect caractéristique du maximum de polymorphisme se rencontre dans des noyaux relativement peu compliqués, chez *Axolotl* (fig. XV), très compliqués chez *Salamandra* (fig. 201).

Nous pouvons dire dès maintenant que chez une même espèce, il

existe en général deux aspects principaux du noyau : 1° l'aspect clair et incisé (fig. XV) ; 2° l'aspect foncé, avec lobes arrondis ou noyau complètement arrondi (fig. XVI).

Structure du noyau. — La littérature nous offre des descriptions très variées de la structure du noyau des éléments séminaux et du noyau en général. Eisen (1899), Jannsens (1901), et autres, y décrivent des filaments compliqués de linine, sur lesquels sont agglutinés des grains anguleux de chromatine. Les nucléoles sont généralement situés dans les mailles de ce réseau, quelquefois sur les mailles.

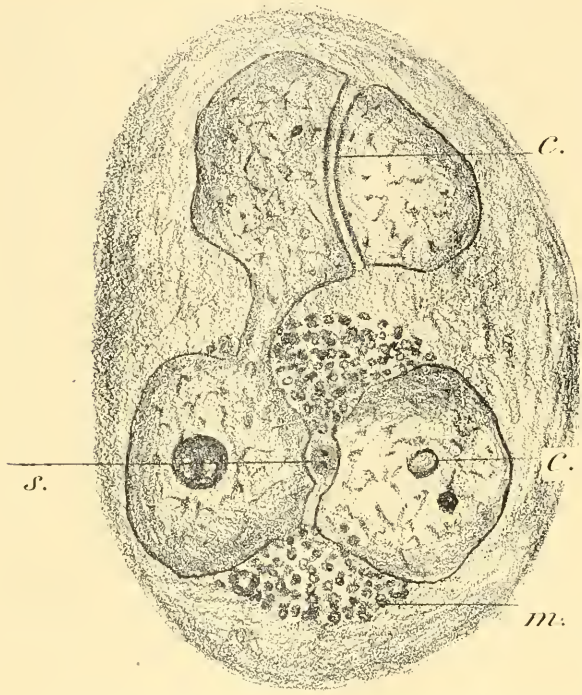


Fig. XV. Gonie I d'*Axolotl*. *m*, corps mitochondrial ; *s*, sphère ; *c*, canalicules nucléaires. Le noyau est à son degré maximum de polymorphisme (cf. fig. XIII et XVI).

Jannsens (1909) note que, chez l'*Alytes*, les nucléoles adhèrent aux filaments chromatiques tandis que chez les *Tritons* (1901), ils en sont indépendants. Il distingue pour cette raison les premiers sous le nom de chromoplastes, les seconds étant des nucléoles vrais. Je puis dire, après l'examen de préparations fixées et colorées par les méthodes les plus diverses qu'on ne peut faire aucune différence entre les nucléoles de l'*Alytes* et ceux des *Tritons*. La diversité des fixations, la différence de taille des noyaux sont les seules causes de la situation du nucléole par rapport à ce coagulum qu'est le réseau nucléaire. Il est vrai d'ailleurs que la colorabilité des nucléoles varie beaucoup.

Au contraire de Jannsens (1901), Tellyesnicki (1905), comme Meves (1891), décrit le noyau comme une masse homogène dans laquelle on rencontre des masses chromatiques et des nucléoles. Les autres descrip-

tions : Vom Rath (1893), Hermann (1889), Mac Gregor (1889), Flemming (1887), etc., oscillent entre ces deux extrêmes.

En fait, on observe les deux structures, si du moins on varie les liquides fixateurs. Il faut donc faire un choix et tâcher de rechercher quel est l'aspect qui correspond le mieux à la réalité.

Meves (1894), après avoir décrit le noyau des gonies conformément au deuxième aspect (1891), renonce à la structure homogène du noyau. Il rappelle la discussion ancienne entre Flemming et Rawitz (1895), et pense que le réseau est quelquefois invisible, mais qu'il n'en existe pas moins. Dans ses planches, il figure le plus souvent dans le noyau des grains de chromatine non reliés par un réseau.

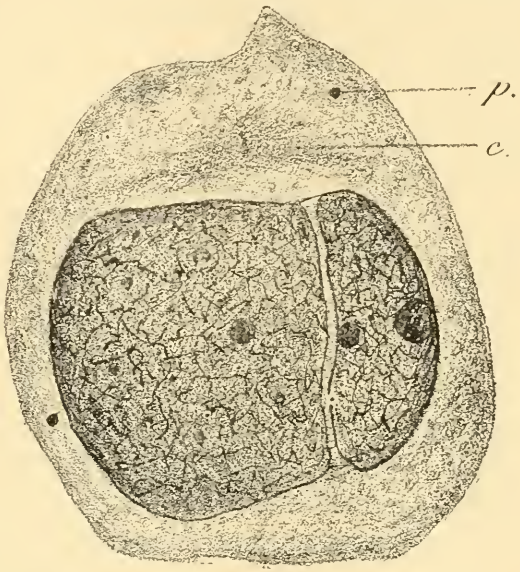


Fig. XVI. Gonie I d'*Axolotl* à noyau arrondi, canalicule nucléaire long et fin. *c*, sphère ; *p*, corps pyrénoïde.

Il n'y a pour moi aucun doute que le réseau du noyau dit réseau de linine soit *complètement artificiel* dans les éléments qui nous occupent. Voici les raisons sur lesquelles je base cette opinion.

1° Je n'ai jamais vu de réseau dans les noyaux des gonies au repos examinées à frais. Cet argument à lui seul est sans valeur puisqu'on doit admettre qu'on ne voit pas les choses qui ont une même réfringence. Cependant, on voit très bien ce réseau sur les préparations fixées et non colorées. Il faut admettre alors que la fixation a dans ce cas fait varier la réfringence des divers constituants du noyau, c'est dire qu'elle en a modifié la structure.

2° Le réseau se présente avec des aspects variables suivant les réactifs employés, suivant le point d'une préparation qu'on examine, ainsi que l'ont déjà noté Flemming et Meves (1897), et bien d'autres après eux. Les structures réticulées s'observent toujours au centre des morceaux fixés, quel que soit le volume de ce morceau. Or, le centre des

très grosses pièces est incontestablement mal fixé. On peut admettre que certains liquides fixateurs, l'acide osmique par exemple, homogénéise les structures dans les premières couches de cellules et fait disparaître des structures existant réellement. C'est exact. Mais ce n'est pas seulement dans les premières couches que le réseau n'apparaît pas, c'est aussi dans les cinq ou six couches de cellules superficielles. Or, ces cellules présentent d'autre part les caractères d'une bonne fixation, car les éléments du cytoplasme, notamment les mitochondries s'y présentent avec l'aspect qu'on leur trouve à frais avec les méthodes de coloration vitales. Dans le centre des pièces, les mitochondries sont agglutinées en un réseau irrégulier, ce qui, évidemment, est artificiel. C'est dans ces cellules, dont le cytoplasme est incontestablement mal fixé que l'on observe la structure réticulée du noyau.

3° Enfin, lorsqu'il existe un réseau nucléaire bien net, on ne peut jamais rien colorer dans ses mailles, on ne peut pas colorer le suc nucléaire, tandis qu'on le colore fort bien dans les cellules où le réseau n'apparaît pas. La seule explication que je voie de ce phénomène c'est que, dans le premier cas, les albuminoïdes du suc nucléaire se sont précipités en un réseau irrégulier qui s'appuie sur toutes les parties résistantes qui sont dans le noyau. La diversité d'aspect du réseau avec les divers réactifs fixateurs s'explique aisément par ce fait que les précipités d'albuminoïdes ont une structure variable selon le réactif précipitant, ainsi qu'il résulte des expériences bien connues de Fischer (1900).

Il est évident que la diversité des aspects du réticulum nucléaire, lorsqu'on emploie le même réactif sur le même objet, correspond à quelque chose, mais on ne saurait dire exactement à quoi. Il est intéressant de signaler ces aspects divers, mais combien dangereux d'entrer dans une description de détail et surtout de baser des théories sur ces pseudo-structures !

On peut, je crois, considérer comme correspondant à peu près à la réalité, les aspects des noyaux dans lesquels on peut encore colorer le suc nucléaire. On y voit généralement, en outre des nucléoles, de fines granulations assez régulières et généralement arrondies (1). Ce sont ces noyaux que je choisirai généralement pour mes descriptions et que j'ai

(1) J'ai pu vérifier l'existence de ces grains sur des cellules examinées à frais avec éclairage oblique ou à l'ultramicroscope. Il est évident qu'ils disparaissent par traitement avec un alcali faible (cf. Faure-Fremiet) mais alors la cellule est bien altérée. D'ailleurs beaucoup d'autres choses disparaissent en même temps.

le plus souvent dessinés (1). Encore, je ne puis certifier que les granulations que j'y décris ne sont pas, pour une part au moins, dues à une précipitation par le réactif. Peut-être TELLYESNICKI (1905) a-t-il raison de dire qu'il n'existe dans le noyau que des nucléoles et quelques masses de chromatine plongées dans un suc nucléaire amorphe. Il est vrai qu'une fixation brutale à l'acide osmique ou au formol produisent cet aspect, et que ce sont d'ailleurs les seuls réactifs qui ne produisent pas de structure irréelle dans une gouttelette d'une solution d'albumine. Je ne suis pas certain toutefois que cet aspect soit bien le vrai, car la même fixation fait disparaître du cytoplasme des structures qui existent réellement et qu'on peut constater à frais. Je pense que lorsque le cytoplasme présente les caractères d'une fixation fidèle (ce qu'il est facile de contrôler par l'examen à frais), le noyau peut être considéré comme bien fixé.

J'éviterai d'ailleurs d'attribuer une importance excessive aux petits granules de chromatine qui semblent le plus souvent n'être dûs qu'à une sorte de précipitation ou plutôt de cristallisation des substances contenues dans le suc nucléaire. Que cette précipitation soit spontanée ou due au réactif, elle ne paraît pas avoir un intérêt capital.

Je suis donc d'un avis très analogue à celui de FISCHER (1900), TELLESNICKY (1902-1905), confirmé par les recherches ultra-microscopiques de GAIDUKOW (1906), FAURE-FRÉMIET (1909), AGAZZOTTI (1910). Je suis d'ailleurs arrivé aux mêmes résultats en ce qui concerne les noyaux des cellules glandulaires et des éléments de l'intestin (1910).

On peut donc dire avec DELLA VALLE (1912), que le noyau est constitué typiquement par une masse homogène, mais il ne faut pas oublier que cette masse renferme constamment des nucléoles, ce que DELLA VALLE néglige un peu, et il est intéressant de considérer les cas où elle montre, après précipitation par les réactifs ou par une sorte de cristallisation spontanée, de petits grains colorables d'une certaine manière et une masse fondamentale colorable autrement. Cela montre que cette masse homogène n'est pas simple, que c'est une solution complexe dont une substance au moins a une facilité particulière à se séparer (2). On ne peut guère aller au-delà.

Au contraire, il est sans intérêt aucun de considérer le réseau nucléaire

(1) J'ai figuré aussi dans plusieurs dessins des images de réseau surtout dans les spermatocytes et les spermatides, mais c'est toujours avec la pensée que ce réseau est un artefact et que son aspect dépend avant tout du réactif employé.

(2) On ne peut pas toujours invoquer une précipitation par les réactifs, il y a certainement des cas où les grains préexistent réellement.

dans les cas où l'on ne peut rien colorer dans les mailles ; on observe alors sous forme de réseau de coagulation l'ensemble des substances qu'on observait auparavant sous forme homogène, c'est-à-dire qu'on est dans de bien plus mauvaises conditions et qu'on n'apprend rien de nouveau.

Chromatine. — La chromatine des noyaux des gonies I paraît subir d'importantes variations. Dans les images où elle se présente sous forme de granules, ceux-ci sont arrondis ou un peu irréguliers, tantôt égaux les uns aux autres, tantôt de taille assez variable. Le nombre de ces grains chromatiques que l'on peut appeler chromioles (Eisen **1899**), est, semble-t-il, très variable. Leur colorabilité est non moins sujette à variations. Elle est généralement grande dans les noyaux au minimum de polymorphisme (fig. 19), très faible dans les noyaux les plus polymorphes (fig. 20, 25, 41, 57), ce à quoi ils doivent leur aspect clair. Dans le premier cas, les grains de chromatine sont généralement distribués assez régulièrement dans le noyau, tandis que dans le deuxième, ils sont fréquemment appliqués contre la membrane ou groupés en chaînettes courtes qui semblent être en rapport avec les nucléoles. Ces deux types s'observent chez les diverses espèces que j'ai étudiées : toujours, dans les noyaux très polymorphes, les grains de chromatine sont moins abondants et moins colorables que dans les noyaux moins compliqués de la même espèce (fig. 20, 24, 27, 34, 57, 66). On ne peut pas dire véritablement que leur coloration est différente, qu'ils sont acidophiles, et on ne peut pas opposer une oxychromatine à une basichromatine. Il semble n'y avoir là qu'une question de degré. Si l'on a coloré à l'hématoxyline au fer, il est évident que les grains de chromatine qui sont décolorés dans la différenciation se coloreront avec le colorant acide qu'on emploie ensuite, mais ils se colorent aussi bien avec un colorant basique, si l'on en emploie un à ce moment. D'ailleurs, l'examen de préparations plus ou moins décolorées montre que les mêmes grains ont pris, tantôt le colorant basique, tantôt le colorant acide (1).

La chromatine des gonies primitives est toujours moins colorable par les colorants habituels que celle des autres cellules de la lignée sexuelle. Cela est net surtout pour les noyaux les plus polymorphes, mais c'est vrai aussi pour les plus réguliers. Si l'on colore avec la combinaison neutre Azur-Magdala ou bleu de méthylène-éosine, la chromatine des gonies I prend le rouge tandis que celle des gonies II prend le bleu. Dans ces condi-

(1) Même observation avec l'hématoxyline au Vanadium de M. Heidenhain, qui m'a donné des images variables selon le temps de coloration, la quantité de vanadate, etc. Cela n'a rien du tout d'une réaction précise.

tions même, on observe, suivant le temps de coloration, la concentration des variations telles, qu'il est certain qu'on ne peut pas parler d'affinités basiques ou acides.

Suc nucléaire. — Cet élément qu'on néglige généralement est extrêmement intéressant. Sur les préparations, il se présente sous des aspects divers selon la fixation, homogène avec l'acide osmique et le formol (pl. VII), le liquide de Bouin le précipite sous forme d'un très fin réseau (pl. V) où de très petits grains (pl. IV). Ces grains se distinguent des grains de chromatine par leur colorabilité, ils sont souvent assez nettement acidophiles, ils sont d'ailleurs, en général, bien plus petits que les grains de chromatine, on les distingue à peine aux plus forts grossissements. En général, grains et filaments ont la même colorabilité que le suc nucléaire lui-même.

Cette colorabilité est d'ailleurs variable. Dans certains cas, le suc nucléaire garde longtemps les colorants de la chromatine, on dirait qu'il renferme de la chromatine dissoute (fig. 19, 35), dans d'autres cas, il est plutôt acidophile. Il n'est pas rare qu'avec la coloration de Prenant, il se colore en vert tandis que le cytoplasme est encore rose ou vice versa (fig. 40,41). La chromaticité du suc nucléaire semble varier parallèlement à celle des grains de chromatine, elle est plus grande dans les noyaux les moins polymorphes (fig. 19, 35, 51), que dans les noyaux très compliqués à chromatine peu abondante (fig. 20, 34, 57). Cependant, aux approches de la division karyokinétique, le suc nucléaire devient peu colorable, tandis que la chromatine l'est beaucoup.

Nucléoles. — Les nucléoles sont les seuls éléments du noyau dont l'aspect soit assez constant avec les réactifs les plus divers, pour qu'on puisse être à peu près sûr de la réalité de l'aspect qu'on leur voit. On les distingue d'ailleurs fort bien à frais.

Leur nombre est variable. Il dépend, au premier chef, du degré de polymorphisme nucléaire, mais non pas uniquement de ce facteur. On peut dire qu'en règle générale, il y a un gros nucléole par lobe du noyau. Ainsi dans les noyaux bilobés de *Rana temporaria*, il y en a généralement deux (fig. 68, 70, 71), tandis qu'il n'y en a, le plus souvent, qu'un (fig. 51 à 55), dans les noyaux arrondis des gonies de *Rana esculenta*, et un grand nombre dans les noyaux muriformes des crapauds (fig. 35, 36). Chez une espèce donnée, il y a généralement d'autant plus de nucléoles que le noyau est plus polymorphe. Les noyaux très polymorphes de *Salamandre*, *Bufo*, *Hyla*, sont remarquables par le grand nombre et la petite taille

des nucléoles (fig. 24, 25, 201). Mais cette règle souffre de nombreuses exceptions.

Les nucléoles sont situés au milieu des lobes du noyau, ou vers le milieu du noyau si celui-ci est rond, au moins à l'état qu'on peut considérer comme l'état de repos. Le nucléole est sujet, en effet, à des déplacements très fréquents et très intéressants.

Le fait que le nucléole unique des noyaux ronds de certaines espèces est, toutes proportions gardées, toujours plus gros que les nucléoles nombreux des noyaux lobés, amène naturellement l'idée que les nucléoles multiples des noyaux polymorphes équivalent à un nucléole fragmenté. Cependant on observe fréquemment que les divers nucléoles des noyaux polymorphes sont diversement colorables.

Dans une même espèce, il est à remarquer que les nucléoles sont souvent plus gros dans les noyaux au maximum de polymorphisme que dans les noyaux d'un type moyen. Ils sont alors situés le long de la membrane nucléaire, par exemple *Rana esculenta* (fig. 57), *Bombinator* (fig. 20), *Rana temporaria* (fig. 65).

Mais en général, il résulte de l'étude comparée du nucléole dans les gonies des diverses espèces ayant des noyaux très différents, qu'à un état qu'on doit considérer comme indifférent, à un état où on pourrait dire que la cellule ne fait rien, le nucléole est disposé de telle sorte que l'influence de la substance nucléolaire soit également répartie dans le noyau.

Structure du nucléole. — Le nucléole des gonies primitives est généralement arrondi; il est quelquefois, mais rarement, irrégulièrement bosselé. Il ne paraît presque jamais homogène : fréquemment, on lui trouve une structure vacuolaire. Ainsi que l'indique Jannsens (**1901**), il paraît s'agir de bulles moins denses que la masse du nucléole et incluses dans sa substance, ces bulles peuvent s'observer dans tous les nucléoles, elles sont particulièrement nombreuses dans les gros nucléoles excentriques que nous étudierons tout à l'heure (1) (fig. xxiv et xxx).

Souvent le nucléole est constitué de deux parties différemment colorables dont l'une, la plus abondante, a des réactions spéciales : les réactions du nucléole vrai ; l'autre, les réactions de la chromatine.

Il est peut-être exact de dire que la substance qui constitue les nucléoles est plutôt plus acidophile que la chromatine, elle est aussi plus acidophile que le suc nucléaire. On peut la colorer en vert dans la triple

(1) Il ne s'agit pas toujours de bulles dues à une déshydratation insuffisante comme l'indique Jannsens (**1909**).

coloration de Prenant, en rouge brique par la modification rouge de Magdala-rouge Congo. Elle se colore en rouge rubis dans la triple coloration de Flemming. Ce qu'on peut dire de certain, c'est que cette substance paraît constamment différente de la chromatine. Chez les Urodèles, on observe des nucléoles de colorabilité très variable, mais on trouve tous les intermédiaires entre les colorations extrêmes.

Les deux substances que l'on peut appeler pyrénine et chromatine sont disposées l'une par rapport à l'autre de diverses manières : fréquemment, le nucléole a la forme d'une sphère de pyrénine dont deux secteurs sont constitués de chromatine (fig. XVIII). Fréquemment aussi, le nucléole est constitué tout entier de pyrénine et porte une ou deux sphérules plus petites constituées de chromatine qui semblent lui être intimement adhérentes (fig. XVIII), constituant comme deux verrues situées de part et d'autre de la sphère principale.

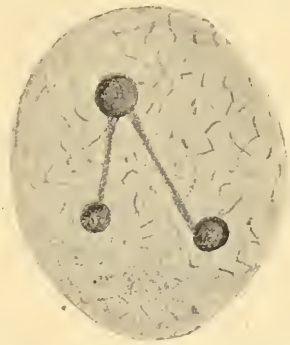


Fig. XVII. Division du nucléole dans le noyau d'une gonie I de *Rana esculenta*.

Cet aspect et cette structure du nucléole sont visibles dans toutes les espèces, mais principalement chez *Rana esculenta* où le noyau étant sphérique, le nucléole est plus gros que partout ailleurs. Le nucléole ne paraît pas affecter de rapports particuliers avec les grains chromatiques ou les chaînettes de grains chromatiques dans les gonies normales.

Quand la fixation est telle qu'on obtient un réseau intranucléaire, ce réseau s'appuie quelquefois sur le nucléole, quelquefois, au contraire, le nucléole est situé dans les mailles de ce réseau, cela dépend des conditions dans lesquelles on a précipité le suc nucléaire.

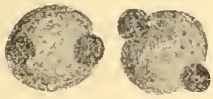


Fig. XVIII. Nucléoles structurés chez *Rana esculenta*.

Division du nucléole. — On voit fréquemment les nucléoles se diviser par bipartition, surtout lorsque le noyau est moyennement polymorphe. Cette division du nucléole est plus aisée à suivre chez *Rana esculenta* à cause de la grande taille des nucléoles chez cette espèce. On voit le nucléole s'étirer en biscuit, puis en haltère ; les deux portions, quelquefois inégales, restent souvent unies par un filament épais, d'apparence visqueuse, moins colorable que le nucléole (fig. 69, 71 et XVII). Ce filament finit par se rompre et disparaître. Cependant, lorsque

le nucléole se divise rapidement plusieurs fois de suite, il arrive qu'on voie trois ou quatre nucléoles, et davantage, réunis par de semblables filaments disposés en triangle, en quadrilatère imparfait. La substance qui s'étire ainsi entre les nucléoles, forme alors une sorte de réseau, réseau véritable à mailles très grosses, qu'on distingue bien du réseau de précipitation dans la plupart des cas. Il paraît d'ailleurs n'avoir qu'une existence temporaire.

Variations spécifiques du nucléole. — Il semble, ainsi que nous l'avons vu, qu'il y ait un rapport entre la forme du noyau et l'aspect des nucléoles, parce que les noyaux polymorphes ont plusieurs petits nucléoles, tandis que les noyaux relativement arrondis n'en ont généralement qu'un grand. Il y a certainement aussi des variations spécifiques, mais elles sont difficiles à saisir pour les nucléoles ordinaires. On les saisit mieux dans les nucléoles de grande taille qu'on observe dans certains cas et qui paraissent être aussi peu nombreux chez les espèces à noyaux très polymorphes que chez celles à noyaux très arrondis.

Ces nucléoles marquent quelquefois le début d'une dégénérescence oviforme ; le plus souvent, ils apparaissent dans les éléments au maximum de polymorphisme où les échanges entre le noyau et le cytoplasme sont intenses, ils sont alors destinés à passer dans le cytoplasme par un phénomène que nous étudierons tout à l'heure en détail.

Ces gros nucléoles ont fréquemment un aspect très caractéristique de l'espèce, gros et vacuolaires chez *Rana temporaria* (fig. 65), ils sont, chez *Hyla*, très caractéristiques avec une partie ovoïde enchatonnée dans une cupule ou un anneau, souvent colorable d'une autre façon (fig. 45, 26, 27). Il semble que les petits nucléoles aient aussi cette forme chez *Hyla*, mais ils sont tellement petits qu'il est difficile d'en être certain.

Chez les Urodèles, je n'ai rien retrouvé qui correspondît exactement à ces gros nucléoles des Anoures.

Rapports du nucléole avec le cytoplasme. — Les relations du nucléole avec le cytoplasme semblent avoir une importance considérable dans la biologie des gonies primitives. Ils sont particulièrement commodes à suivre chez les espèces à noyau arrondi ou peu lobé : *Rana esculenta*, *Rana temporaria*, *Alytes*, *Bufo*, *Axolotl*. Chez *Rana esculenta*, on voit fréquemment le noyau se creuser d'une encoche ou d'une incisure dirigée vers le nucléole (fig. 52), où se loge quelquefois la sphère attractive. Le nucléole vient fréquemment s'appuyer contre cette encoche (fig. 52).

Chez *Rana temporaria*, les phénomènes sont encore plus nets (fig. 70,

71). Le noyau est presque constamment creusé d'une invagination en doigt de gant où se loge quelquefois, mais pas toujours, la sphère attractive. Cette invagination, ce prolongement poussé par le cytoplasme à l'intérieur du noyau constitue dans celui-ci un petit canalicule qui peut être borgne, mais qui peut aussi perforer le noyau de part en part (fig. 68,72).

Lorsque le canalicule est borgne, le nucléole se trouve souvent appliqué contre son extrémité borgne (fig. 70, 71), surtout dans les noyaux clairs; lorsque le canalicule est perforant, il forme souvent un coude au milieu du noyau (fig. 72). Au niveau de ce coude, le nucléole se trouve encore étroitement appliqué contre lui. Ce canalicule semble donc avoir pour résultat d'établir une relation entre le cytoplasme et le nucléole. Le nucléole est alors appliqué comme une masse visqueuse sur la membrane nucléaire qui forme le fond du canalicule, et comme cette membrane est là plus mince encore qu'ailleurs, si toutefois elle a une existence réelle, il est certain qu'il peut y avoir en ce point échange de substances entre le nucléole et le cytoplasme.

La sphère occupe quelquefois le fond du canalicule nucléaire (fig. 68), mais cette situation n'est pas constante : d'autres fois, on voit la sphère attractive bien loin du noyau (fig. 70). Il n'y a là, semble-t-il, qu'un cas particulier de la tendance qu'a la sphère à se placer au centre géométrique de la cellule.

Meves (**1897**) a figuré abondamment des encoches et des perforations dans les noyaux des spermatogonies, très certainement des spermatogonies secondaires. Il est peut-être quelques-unes de ces formations que l'on peut homologuer à celles qui nous occupent, mais la plupart sont différentes. (Voir spermatogonies de deuxième ordre.)

Chez l'*Alytes*, on observe fréquemment un canalicule intranucléaire, comme chez *Rana esculenta* (fig. xx), ainsi que chez l'*Axolotl* (fig. xv), et en général, dans les espèces dont le noyau est peu polymorphe. Chez *Rana esculenta*, on observe surtout de tels canalicules dans les noyaux en croissant, c'est-à-dire dans les noyaux les plus irréguliers (fig. 57). Il semble que pour une espèce donnée, la présence de semblables canalicules ne corresponde guère avec le degré minimum de polymorphisme nucléaire. On trouve ces canalicules dans les noyaux de forme moyennement compliquée ou très compliquée. Cependant, chez le *Bombinator*, on peut les trouver dans des noyaux très peu lobés (fig. 19) pour l'espèce, de même chez *Axolotl* (fig. xvi).

Chez les espèces à noyaux très polymorphes, le canalicule intra-

nucléaire se retrouve aussi, mais il est bien moins commode à étudier. Tandis qu'il n'y en a qu'un en général chez les espèces à noyau simple, il est multiple dans celles à noyau compliqué; il y en a, semble-t-il, autant que de nucléoles, autant que de lobes du noyau (fig. 25, 28, 34, 36). Il est aussi bien plus petit et bien moins facilement perceptible. Si on le voit encore très bien chez les espèces à grand noyau comme les Urodèles (fig. XV), il est souvent difficile de reconnaître chez *Bufo* ou chez *Hyla* que l'on a bien affaire à un canal, tellement il est étroit. Cependant, sur les préparations convenablement colorées, on se rend compte qu'il y a bien là un fin canalicule dont l'intérieur communique avec le cytoplasme.

C'est à la présence de nombreux canalicules que les noyaux au maximum de polymorphisme doivent leur aspect incisé. Il ne s'agit pas, le plus souvent, de véritables incisures comme on peut s'en assurer en examinant la succession des coupes optiques, mais de canalicules. Les incisures ou fentes sont assez rares.

Ces canalicules intranucléaires sont rarement d'un calibre égal sur toute leur longueur. Ils présentent souvent un renflement ampullaire à leur extrémité borgne ou dans le milieu de leur longueur. C'est le plus souvent au niveau de cette ampoule que le nucléole s'applique contre la membrane nucléaire (fig. 36, 48, 50). Quelquefois, surtout chez les espèces à noyau très polymorphe, on observe, en outre des canaux des incisures profondes, étroites dans un sens et larges dans l'autre, de véritables fentes, mais cet aspect n'est pas le plus fréquent. Ces incisures ne sont aussi que rarement en relation avec un nucléole.

Ces rapports remarquables entre le noyau et le cytoplasme ne s'observent pas à toutes les périodes de la vie des gonies de premier ordre, on ne les voit qu'assez rarement, nous l'avons dit déjà, dans les noyaux au minimum de polymorphisme pour une espèce donnée. Ils caractérisent mieux encore que la forme un état particulier du noyau : l'*état incisé* (cf. Nussbaum **1906**).

Il est certain que la présence ou l'absence de canalicules et d'incisures contribuent à faire varier le degré de polymorphisme nucléaire dans une même espèce, mais ce n'est pas la seule cause de variation de la forme du noyau, comme en témoignent les variations d'une espèce à l'autre, et aussi celles qu'on observe chez une même espèce entre des noyaux non incisés. L'état incisé du noyau ne correspond pas obligatoirement au maximum de polymorphisme.

Déplacements du nucléole. — Le nucléole occupe le plus souvent

le centre du noyau ou le centre d'un des lobes nucléaires, mais il n'en est pas toujours ainsi. On voit fréquemment le nucléole s'approcher de la membrane nucléaire et s'appliquer presque contre elle (fig. 54, 56, 57, 26).

Ce n'est plus ici comme dans les cas que nous venons de citer, le cytoplasme qui semble venir au-devant du nucléole resté central, c'est le nucléole qui devient périphérique et s'approche de la membrane sur le bord de la masse nucléaire. Cela est très visible dans les noyaux ronds. C'est bien net aussi dans les noyaux polymorphes où le nucléole vient parfois se loger dans un lobe très étroit à une des extrémités du noyau (fig. 26). Le nucléole excentrique est quelquefois de petite taille et paraît n'être qu'une portion du nucléole qui s'est préalablement divisé. Dans les espèces à noyau arrondi, on observe souvent un gros nucléole central en même temps qu'un nucléole plus petit logé dans une sorte de bourgeonnement du noyau (fig. 56). D'autres fois, le plus fréquemment, semble-t-il, le nucléole excentrique est un nucléole de grande taille, un de ces nucléoles énormes dont nous avons signalé les structures particulières (fig. 26) ; il paraît renfermer presque toute la substance nucléolaire du noyau. Ces nucléoles sont particulièrement faciles à observer chez *Rana esculenta* et *Rana temporaria*, pendant la période de repos interspermatogénétique (fig. 54). Ils atteignent une taille considérable, surtout par rapport à celle des cellules chez *Hyla arborea*, où ils ont l'aspect de grosses masses vacuolaires (fig. 26).

On les retrouve chez tous les Anoures, mais ils sont rares et relativement moins gros chez les Urodèles.

Même chez les espèces à noyau rond, le nucléole périphérique se loge souvent dans un petit bourgeonnement de la membrane nucléaire que sa présence semble déterminer (fig. 56, 57), ou bien, il s'accole à cette membrane. Nous verrons plus loin quelle est l'importance de ces nucléoles dans l'étude des relations entre le cytoplasme et le noyau.

Le cytoplasme

Le cytoplasme des gonies primitives est constitué, lorsqu'on l'examine à frais, avec ou sans emploi de colorants vitaux, par une masse hyaline dans laquelle sont plongés un certain nombre de grains ou de boules de taille variable. Parmi ces granulations, il est difficile de distinguer à coup sûr les unes des autres par l'examen à frais, même avec des colorants vitaux (d'autant plus que ceux-ci altèrent plus ou moins le cytoplasme).

On peut cependant reconnaître sur les préparations fraîches les structures du cytoplasme lorsqu'on les a déjà vues sur des préparations colorées.

Étant donnée l'importance qu'on leur attribue, et la constance avec laquelle on les trouve, nous étudierons tout d'abord les mitochondries.

Mitochondries. — Les mitochondries ont été découvertes par Benda (**1897**) dans les spermatogonies de *Bombinator* et de la *Salamandre*. Il y décrit des chondriomites ou files de grains, des chondriocontes ou filaments lisses et des chondriochondres ou granulations isolées. Il a observé le groupement des mitochondries en corps mitochondriaux. Les images données par Benda sont très imparfaites et je ne fais que confirmer partiellement sa description. J'ai donné (**1909**) une nouvelle description des mitochondries des spermatogonies. J'avais alors été frappé surtout de leurs rapports fréquents avec les plasmopyrènes ou corps pyrénoïdes. J'ai eu depuis des préparations plus parfaites que celles qui m'ont servi alors et je suis revenu sur plusieurs idées émises dans cette note.

On sait aujourd'hui que Benda, en découvrant les mitochondries, n'a fait que colorer d'une manière particulière les cytomicrosomes vus par von La Valette Saint-George, et tous les anciens auteurs. Il a eu le grand mérite d'imaginer une technique qui permet une bonne étude des mitochondries.

Les observations de Benda, chez la *Salamandre*, de Duesberg (**1910**) chez *Triton cristatus* paraissent se rapporter à des gonies de deuxième ordre.

Les mitochondries des gonies primitives se présentent, ainsi que l'a vu Benda (**1897**), sous des aspects très divers : tantôt sous forme de chondriocontes, tantôt, et plus fréquemment, sous forme de chondriomites ou de granulations isolées. La forme chondrioconte s'observe dans les gonocytes (*Cf.* G. Levi **1912**) et les gonies de la période embryonnaire ; on l'observe aussi dans les gonies de l'adulte au degré minimum de polymorphisme nucléaire et dans les cellules qui viennent de se diviser. D'ailleurs, on trouve presque toujours des chondriocontes mêlés aux chondriomites et aux grains isolés (fig. 176, 182, 185, et fig. xx).

L'aspect le plus fréquent du chondriome, notamment dans les cellules qui ont un noyau clair au maximum de polymorphisme, est celui de grains assez gros, souvent plus gros que ne sont généralement les mitochondries dans les autres cellules du même animal (fig. 176 à 182). Ces grains sont quelquefois groupés en chaînettes bien évidentes ; d'autres fois, ils sont isolés et répartis également dans le cytoplasme de la cellule. Chez *Bom-*

binator, qui est évidemment l'objet de choix pour cette étude, j'ai vu toutes les mitochondries granuleuses d'une même cellule bigéminées ou allongées en biscuit comme si elles subissaient toutes ensemble une bipartition. Cet aspect est d'ailleurs rare.

Ce qui est le plus caractéristique dans les mitochondries des gonies, c'est leur groupement autour de la sphère attractive; tantôt, elles constituent autour de la sphère une masse homogène, un corps mitochondrial (fig. 177) (corps chondriogène de BENDA), tantôt un anneau régulier (fig. 179), ou un halo (fig. 180), ou un croissant (fig. 178), plus ou moins éloigné du centre cellulaire.

FIG. XIX. Gonie I de *Bombinator igneus* : corps mitochondrial indépendant du centrosome.

Les groupements en halo, en croissant en anneau, sont toujours concentriques au centrosome. Il est probable que les sphères à structure complexe décrites par DRÜNER (1895), sont des aspects complexes du centrosome avec ses irradiations et des halos ou anneaux mitochondriaux qui l'entourent.

FIG. XX. Spermatogonie I de *Triton cristatus* (méthode de Benda, coloration Hématoxyline au fer). On voit de nombreux chondriocontes indépendants du corps mitochondrial.

La sphère attractive décrite par MEVES (1891 et 1898), est sans doute un corps mitochondrial compact et les transformations de la sphère que décrit cet auteur correspondent à des degrés divers de résolution du corps mitochondrial ainsi que MEVES lui-même l'a dit un peu plus tard (1901).

Le corps mitochondrial est constitué par une condensation des

mitochondries granuleuses ou filamenteuses autour du centrosome ou en un autre point du cytoplasme, car il est fréquent que cette condensation soit indépendante de la sphère (fig. XIX). Toutes les mitochondries ne prennent pas part à la formation du corps mitochondrial, il en reste toujours un certain nombre qui se trouvent éparses dans le reste du cytoplasme (fig. XX) ; les mitochondries du corps mitochondrial sont presque toutes granuleuses. Ce sont même des grains assez gros, il semble que ce soient les plus grosses mitochondries de la cellule. Mais le plus souvent, les méthodes mitochondriales ne colorent que le corps compact, laissant les autres incolores, ou teintées seulement par l'alizarine.

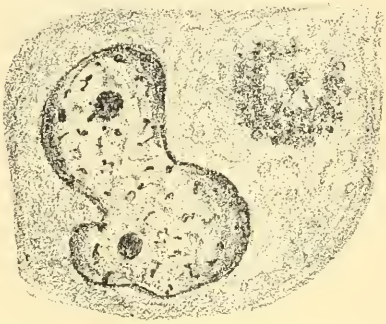


FIG. XXI. Gonie I de *Rana esculenta* : croissant mitochondrial autour de la sphère.

Leurs caractères de colorabilité ne paraissent cependant pas différents de ceux des mitochondries ordinaires, autant du moins qu'on en peut juger. Il est certain que, dans la coloration des mitochondries par des méthodes régressives comme celles de BENDA et l'hématoxyline au fer, il intervient une influence de masse. On ne doit donc pas conclure que le corps mitochondrial a des caractères chimiques spéciaux parce qu'il reste coloré, alors que les mitochondries isolées sont décolorées.

Les groupements divers des mitochondries sont particulièrement faciles à suivre chez *Bombinator*, c'est un objet de choix (fig. 176 à 185). La situation périphérique du noyau permet de saisir dans toute leur pureté les aspects en halos, en anneaux, etc. On voit que le corps mitochondrial a le plus souvent l'aspect d'une sphère creuse, ou d'un anneau, ou d'un turban. Les dispositions en halos, en croissants, anneaux concentriques, etc., sont certainement des images de désorganisation du corps mitochondrial. Lorsqu'il se forme au contraire, les mitochondries se groupent peu à peu autour du centrosome sans former d'anneaux (fig. 176, 185, 202). On observe que la sphère n'est pas entourée d'irradiations lors de la formation du corps mitochondrial (fig. 176, 185), mais qu'elle en est généralement entourée lors de sa dispersion, alors qu'elle repousse les mitochondries (fig. 178, 180, 181).

Les mêmes formations existent chez toutes les espèces. Le corps

mitochondrial est généralement bien visible partout, surtout où le noyau est au maximum de polymorphisme (fig. 74, 76). Les aspects en anneau et en halo sont généralement imparfaits chez les espèces dont le noyau occupe le centre de la cellule (fig. 75, 77, 78), parce que le noyau interfère pour ainsi dire avec l'image mitochondriale, mais on se rend compte de l'existence de ces anneaux dans les figures 75, 78.

Chez les Urodèles, on observe nettement que la concentration des mitochondries autour de la sphère s'opère dans les éléments à noyaux au minimum de polymorphisme, tandis que la dispersion a lieu dans les cellules à noyaux très polymorphes. Le même fait s'observe généralement, quoique avec moins de netteté, chez toutes les espèces d'Anoures, où il y a un écart notable entre le maximum et le minimum de polymorphisme.

Les mitochondries sont constamment plus petites lors de la formation du corps mitochondrial que lors de sa désagrégation (fig. 201, 202). On trouve aussi bien plus de chondriocontes dans le premier cas que dans le deuxième (fig. 150). Les mitochondries granuleuses les plus petites ont un volume comparable à la section d'un chondrioconte. Les autres sont beaucoup plus grosses.

Les mitochondries de grande taille du corps mitochondrial sont fréquemment chargées de graisse ou de lécithine. Elles se teintent en noir ou plus souvent en grisâtre par les fixateurs osmiqués. Quelquefois, rarement, tout le corps mitochondrial est chargé de graisse. Il semble que ce soit là un début de dégénérescence. Dans tous les cas, il n'y a pas là une transformation totale des mitochondries en graisse, elles sont seulement recouvertes d'une légère couche de graisse ou plus probablement d'une lécithine qui se dissout rapidement dans le baume de Canada, même après fixation osmique.

Lorsque la graisse est dissoute, les mitochondries du corps mitochondrial apparaissent normales et se colorent comme d'habitude ; elles sont peut-être un peu moins nombreuses. Il ne s'agit pas d'une transformation complète des grains mitochondriaux en grains graisseux comme cela a lieu dans d'autres cellules, notamment dans les cellules interstitielles du testicule. Ici, un petit nombre de grains seulement se transforment en graisse et la plupart ne se transforment que partiellement.

La grande taille des grains mitochondriaux des gonies primitives et quelques-uns de leurs caractères de colorabilité (colorabilité facile par la safranine, l'hématoxyline au fer) les rapprochent de ces grains d'origine

mitochondriale qu'on trouve dans certaines conditions dans la cellule de l'épithélium intestinal. Ils s'y forment, ainsi que je l'ai montré, à l'extrémité de chondriocontes longs, ou bien par fragmentation des chondriocontes en grains qui grossissent bientôt.

J'avais proposé pour ces grains le nom de chondrioplastes, indiquant à la fois leur nature mitochondriale et leur tendance à se transformer en enclaves de diverse nature. Je pense qu'on doit faire place aux grosses mitochondries des gonies primitives à côté des chondrioplastes de l'intestin, car elles diffèrent d'une part des mitochondries des gonocytes, ou des gonies du testicule embryonnaire, d'autre part, des mitochondries qu'on rencontrera dans les autres éléments de la lignée spermatique et dans les cellules de l'organisme autres que les cellules à caractère secrétoire.

Il faut remarquer qu'à côté des mitochondries arrondies de grande taille, on trouve toujours des mitochondries plus petites ou des chondriocontes (fig. 176, 182, 202). Il semble que ces derniers représentent des mitochondries végétatives, suivant l'expression si juste d'Altmann (**1894**), tandis que les deuxièmes témoignent d'une élaboration de deutoplasme relativement intense dans les gonies primitives et qui ne se retrouvera plus dans les autres éléments sexuels. C'est un argument de plus en faveur de la formation des produits de sécrétion aux dépens des mitochondries.

On observe d'ailleurs chez le *Bombinator* et surtout chez les Urodèles des grains colorables en rouge par le Benda, de même taille que les gros grains mitochondriaux. La même chose s'observe dans l'intestin pendant la transformation des mitochondries en produits de sécrétion : les chondrioplastes se colorent souvent autrement que les mitochondries. J'ai pu dans une note précédente (**1909**) confondre ces chondrioplastes avec les plasmopyrènes.

Pendant la mitose, les mitochondries de grande taille deviennent de moins en moins nombreuses (fig. 182 à 184) ; les mitochondries de petite taille sont en quantité beaucoup supérieure. A la télophase, on trouve des chondriocontes courts (fig. 184, 185). Il est évident que les processus de transformation des mitochondries s'arrêtent pendant la mitose et que les processus végétatifs reprennent le dessus : les petits grains végètent en reproduisant les filaments. C'est le même phénomène qu'on observe dans la cellule intestinale (1).

(1) J'ai écrit (**1911**), que les chondriocontes semblaient se reformer par soudure des grains. J'ai observé depuis que c'est non par soudure, mais par végétation des grains qu'ils se reconstituent le plus souvent, bien que les deux processus soient possibles

Corps pyrénoides. — Hermann (1879) a décrit dans le cytoplasme des éléments séminaux un corps arrondi, colorable, auquel il a donné le nom de corps chromatoïde. King (1907) décrit un corps analogue dans le cytoplasme des gonies primitives, chez *Bufo lentiginosus* et le nomme « acroblast », parce qu'elle en fait dériver l'acrosome des spermatozoïdes.

Jannsens (1901) décrit dans le cytoplasme des gonies primitives des grains chromatiques. Il s'en sert pour essayer de montrer que les corpuscules centraux n'ont rien de spécifique.

Les corps chromatoïdes existent dans le cytoplasme des gonies de toutes les espèces que j'ai étudiées. Mais le nom de chromatoïde, indiquant une nature voisine de celle de la chromatine, est complètement inexact. C'est pyrénoïde qu'il faut dire. Ces corps ont, en effet, le plus souvent les réactions de coloration du nucléole et non celles de la chromatine. On en trouve aussi qui se teintent comme les nucléoles mais plus faiblement, et d'autres qui se colorent à peine. Avec la coloration de Flemming par exemple, ils se colorent le plus souvent en rouge vif, mais on en trouve de toutes teintes, variant du rouge à l'orange (fig. 51 à 67). Par la méthode de Benda, ils prennent l'alizarine (fig. 74 à 78). Par la méthode de Prenant, ils se colorent en gris-vert, comme le nucléole, mais plus faiblement (pl. III). Par la Brésiline-vert lumière, ils se colorent en vert.

Mais ce qui est plus caractéristique encore que leur colorabilité, c'est leur structure. Ils sont réfringents et facilement visibles à frais sans coloration comme les nucléoles. Comme eux, ils renferment fréquemment des vacuoles ou des bulles plus claires. Ils sont souvent constitués de deux parties différemment colorables ; enfin et surtout, lorsque le nucléole a une forme un peu particulière chez une certaine espèce, le corps pyrénoïde du cytoplasme a le même aspect, la même forme. Cela est très visible chez *Hyla* (fig. 27), chez *Rana esculenta*.

Il est incontestable que les corps dits chromatoïdes sont, par leur morphologie, très analogues à des nucléoles. Je les nommerai donc corps pyrénoïdes, et il m'a semblé (1909) exact de dire que ce sont de véritables nucléoles extranucléaires : des plasmopyrènes.

Les rapports des plasmopyrènes avec les autres éléments du cytoplasme ne semblent rien avoir de caractéristique ; fréquemment, ils sont en rapport avec les chondriomites qui s'accolent à eux, et j'avais vu là une symétrie remarquable avec les rapports qu'affectent les nucléoles et les grains de chromatine (quelquefois dans les éléments de la lignée spermatique, très souvent dans les ovocytes). Je m'étais servi de cette image

pour établir un parallélisme entre la structure du noyau et celle du cytoplasme. Ce parallélisme m'apparaît aujourd'hui moins évident, d'une part à cause de ce qu'on a appris et de ce que j'ai vu depuis de l'évolution des mitochondries dans les cellules glandulaires, d'autre part, à cause de l'incertitude où nous sommes de la réalité des structures nucléaires.

Les états divers de la colorabilité des corps pyrénoïdes semblent indiquer que certains d'entre eux au moins subissent dans le cytoplasme une dégradation progressive (fig. 53, 56, 71). Il semble que la dernière étape de cette dégradation s'achève aux environs ou au contact de la sphère attractive, surtout lorsque les mitochondries sont massées autour d'elle en un corps mitochondrial compact. On trouve, en général, dans ce corps mitochondrial, deux ou trois plasmopyrènes petits, et souvent peu colorables. Nous assisterons dans un des chapitres suivants à une curieuse évolution de ces corps (1).

Il est cependant des plasmopyrènes qui ne dégénèrent pas, puisqu'on les retrouve intacts au cours de toutes les divisions ultérieures des éléments séminaux : ce sont, en général, des corps pyrénoïdes de grande taille, plus gros que les autres chez la même espèce. Ce corps pyrénoïde, persistant, visible dans les spermatogonies secondaires, est souvent unique, tandis qu'il y a plusieurs corps pyrénoïdes dans les gonies primitives. Cependant, on peut aussi en trouver plusieurs dans les spermatogonies secondaires et même dans les spermatocytes, surtout chez les Urodèles. Dans les gonies primitives, il y a plusieurs plasmopyrènes de taille petite ou moyenne et quelquefois un très gros. Ce dernier ne paraît pas exister à toutes les périodes de l'existence de ces cellules. On ne le rencontre pas dans les gonies de l'ébauche sexuelle impaire, mais on le trouve dans les gonocytes des ébauches paires secondaires longtemps avant l'époque de la préspermatogénèse. Il semble qu'il apparaisse dans les gonies de bonne heure, longtemps avant leur évolution spermatogène, mais il se trouve fréquemment en voie d'involution, il doit donc être assez fréquemment régénéré. Il semble que ce soit ce gros corps pyrénoïde qui persiste dans les spermatogonies II et les spermatocytes. Il semble aussi que ce soit lui qui joue un rôle dans l'évolution oviforme.

Les plasmopyrènes sont susceptibles de se diviser par bipartition comme les nucléoles et j'ai observé fréquemment ce mode de multiplication chez toutes les espèces. Je m'empresse de dire que je ne pense pas

(1) Voir dégénérescence oviforme page 97.

qu'on puisse conclure de cette multiplication par bipartition que les corps pyrénoïdes proviennent les uns des autres. Ces divisions sont relativement rares tandis que les corps pyrénoïdes paraissent souvent dégénérer rapidement. Il y a des gonies, notamment dans l'ébauche génitale, avant la préspermatogénèse, où le corps pyrénoïde paraît absent ; enfin, nous verrons tout à l'heure que ce dernier paraît avoir, dans certains cas, une origine nucléaire et plus particulièrement nucléolaire. C'est même là, je crois, un fort bel exemple pour montrer que l'observation d'une division par bipartition d'un organite ne permet pas d'affirmer que cet organite se reproduit toujours de cette manière. Cela ne suffit pas pour dire qu'il n'a pas d'autre origine que cette division, et que c'est un organe essentiel de la cellule.

Fig. XXII. Gonie I de *Salamandre* imprégnée à l'iodure d'osmium. (Noyau au maximum de polymorphisme).

Grains colorables a l'osmium. — Je n'ai pas essayé ma méthode d'imprégnation à l'iodure d'osmium sur toutes les espèces, mais seulement sur *Salamandra atra*, *Salamandra maculosa* et sur *Rana esculenta*. Les images qu'elle m'a fournies méritent d'être mentionnées.

On obtient quelquefois dans la cellule une coloration de divers organites connus : le nucléole se teinte en jaunâtre, les corps pyrénoïdes (parfaitement reconnaissables à leur structure) prennent des teintes variant du jaune brun au noir. On trouve colorées en noir *intense* un certain nombre de granulations différentes des granulations graisseuses, comme on peut s'en assurer en comparant avec une coupe de la même pièce fixée au liquide de Flemming. D'ailleurs, les granulations lécithiques des gonies se teintent en gris par l'acide osmique et les grains qui nous occupent maintenant se colorent en noir de charbon.

Ces granulations se groupent de diverses manières, mais le plus souvent de la même manière que les mitochondries ; elles font partie du corps mitochondrial compact et elles y sont assez nombreuses, mais elles ne le constituent pas entièrement ainsi qu'on peut s'en assurer par comparaison avec des préparations colorées par la méthode de Benda. On arrive d'ailleurs à colorer les mitochondries par la méthode d'Altmann

sur des coupes fixées à l'iodure d'osmium et on les distingue aisément des grains plus gros qui ont réduit l'osmium.

On se rend compte aussi que ces grains peuvent être groupés autour de la sphère, alors que les mitochondries s'en écartent déjà, et il est certain que ces corps entrent pour une part dans la constitution des

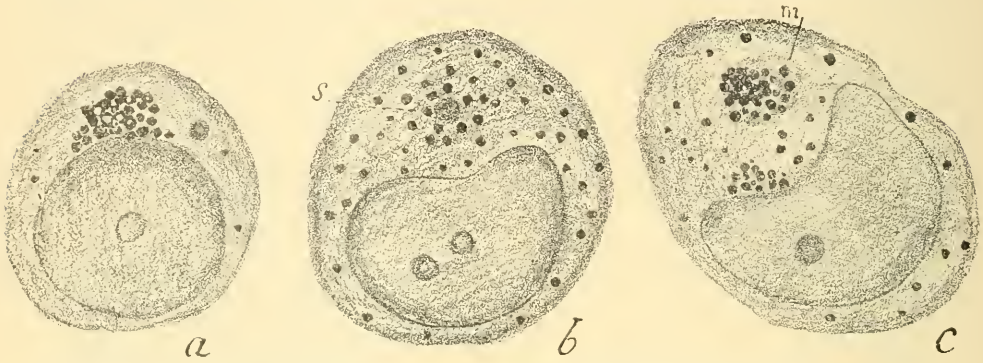


Fig. XXIII. Gonie I de *Rana esculenta* (iodure d'osmium) a, grains groupés en un corps compact ; b, grains dispersés ; c, grains groupés en deux masses ; *m*, corps mitochondrial. *s*, sphère.

figures en anneaux concentriques qu'on observe souvent chez le *Bombinator*. Ces grains sont, en outre, pour une part, superposables aux plasmopyrènes ainsi que le prouve la coloration grise ou noire de plasmopyrènes indiscutables par cette méthode ; mais il est incontestable que l'iodure d'osmium colore autre chose que des plasmopyrènes, comme en témoigne le grand nombre des grains qu'il met en évidence, comparé au petit nombre des corps pyrénoïdes. D'ailleurs, la plupart des grains osmiophiles sont de taille plus petite que celle des plasmopyrènes.

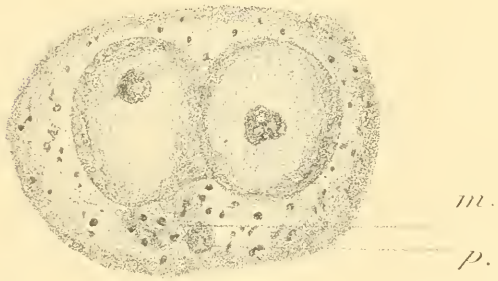


Fig. XXIV. Gonie I de *Rana esculenta* imprégnée à l'iodure d'osmium. *m*, corps mitochondrial ; *p*, corps pyrénoïde.

Quelle est la relation de ces corps osmiophiles avec les autres éléments du cytoplasme ? Je l'ignore encore ou du moins je ne puis fournir à ce sujet que des présomptions. Il m'a semblé au cours de recherches sur l'épithélium intestinal que les corps osmiophiles provenaient des mitochondries, qu'ils représentaient des mitochondries déjà évoluées. Je n'abandonne pas cette hypothèse qui me paraît aussi très vraisemblable

dans le cas des spermatogonies, bien que je n'aie observé aucun fait qui soit directement à son appui. Il semblerait, à l'examen de certaines images, que les grains osmiophiles tirent leur origine des plasmopyrènes. Cela peut être vrai pour une partie d'entre eux, mais ce n'est certainement pas le cas pour le plus grand nombre, car la plupart sont de taille plus petite que les plasmopyrènes et sont égaux les uns aux autres, tandis que les plasmopyrènes sont de taille variable. Il est évident que l'iodure d'osmium colore des choses différentes dans la cellule, et il me semble prématuré d'affirmer comme certaine une filiation des éléments mis en évidence par cette méthode avec les autres constituants du cytoplasme. Les cellules sexuelles ne sont d'ailleurs pas l'élément de choix pour cette étude.

La nature chimique de ces grains ne saurait être précisée. J'ai entrepris à ce sujet de nombreuses expériences que je publierai lorsque je serai à même de dire là-dessus quelque chose de précis, si du moins une telle prétention est réalisable.

Grains mis en évidence par les colorants vitaux. — J'ai recherché les granulations colorables par le rouge neutre et le bleu de méthylène dans les gonies de *Rana temporaria, esculenta,* de *Bombinator* et de *Salamandra.* Avec le rouge neutre, j'ai trouvé chez toutes ces espèces des boules de taille variable, colorées de teintes variant du rouge brique au jaune (fig. 203, 207). Les plus petites sont un peu plus grosses que les mitochondries, les plus grosses atteignent une taille sept à huit fois supérieure à celle des plus gros nucléoles. Il m'avait semblé que, dans la cellule intestinale, l'image obtenue avec le rouge neutre se superposait assez exactement à celle qu'on obtient avec l'iodure d'osmium. Ici, il n'en est rien, ainsi qu'il apparaît sur les figures 207 et XXII, XXIII, XXIV.

Le bleu de méthylène colore des grains assez semblables, mais bien moins nombreux et plus petits. Il colore aussi, mais bien plus faiblement, les mitochondries reconnaissables chez le *Bombinator* à leur groupement caractéristique. Il colore quelquefois fortement les plasmopyrènes. L'image ressemble davantage à celle qu'on obtient par l'osmium.

Il m'a semblé que les grains et boules qu'on colore au rouge neutre ne préexistent pas, mais se produisent pendant l'examen microscopique, par dégénérescence de la cellule. En effet, si l'on fixe les cellules colorées par le rouge neutre, elles apparaissent avec un aspect vacuolaire qu'elles n'ont pas normalement. Il semble que les vacuoles correspondent aux boules de rouge neutre qui, sur les préparations fraîches, donnent d'ailleurs

l'impression d'être constituées par une solution plus fluide que le cytoplasme, par une vacuole.

Canalicules de Holmgren. — J'ai obtenu, par la méthode de fixation au formol trichloracétique de bonnes images de canalicules de Holmgren, notamment chez l'*Axolotl*, la *Salamandre*, la *Grenouille*. Je les ai vus chez le *Bombinator* par la méthode de Benda. Ces canalicules semblent disposés le plus souvent en un réseau irrégulier autour du noyau, il y en a souvent un grand nombre dans le corps mitochondrial ou dans ses environs, que ce corps soit formé ou non contre la sphère attractive. On obtient le plus souvent ces canalicules en clair, on en a rarement une coloration positive (méthode de Benda et fer).

Enclaves graisseuses. — Les enclaves graisseuses des gonies sont très inégalement abondantes. Extrêmement nombreuses dans les gonies à noyau clair et polymorphe des Urodèles, elles sont plus rares chez les Anoures et s'y rencontrent aussi au degré maximum de polymorphisme nucléaire ou dans les éléments en voie de dégénérescence. Cependant, des gouttelettes graisseuses s'observent dans le corps mitochondrial et parmi les mitochondries groupées en anneaux autour de la sphère, mais elles sont petites et peu nombreuses. Il paraît s'agir le plus souvent de lécithines et non de graisses neutres, les gouttelettes colorées par l'acide osmique étant pour la plupart solubles plus ou moins rapidement dans le xylol. Sur les préparations fraîchement faites, on trouve de nombreuses gouttelettes grises dont la plupart se dissolvent dans le baume en vingt-quatre heures. Il ne reste plus que de rares grains de graisses neutres colorés en noir intense, tandis que les grains dissous apparaissaient en gris ou jaune brun. A leur place, on trouve quelquefois un substratum colorable par le violet de gentiane en violet pâle. Par la méthode de Benda, ce résidu prend tantôt l'alizarine, tantôt le krystalviolet, ce qui indique que les enclaves lipoïdes ne se colorent pas toujours comme les mitochondries.

Jannsens (1901) a étudié les enclaves graisseuses dans les spermatogonies du Triton en les colorant par la teinture d'Alcanna. Il a mis en évidence des substances grasses, non seulement dans le cytoplasme, mais aussi dans le noyau, sur les nucléoles. J'ai employé la coloration par le Sudan III ou le Scarlach, après fixation formolée et j'ai observé en effet qu'on voit souvent des substances colorées par ces méthodes dans le noyau, mais presque exclusivement dans les noyaux très polymorphes.

Il semble qu'ici comme ailleurs, les enclaves lipoïdes se forment au

contact de plastes et principalement de plastes mitochondriaux. En faveur de cette manière de voir, j'invoquerai en premier lieu la comparaison avec les cellules de l'épithélium intestinal où le phénomène est évident. Ici, le gonflement des mitochondries, leur transformation en chondrioplastes semblent comme dans l'intestin précéder l'apparition d'enclaves graisseuses.

La disparition des gros grains mitochondriaux à certaines époques de la vie cellulaire (mitose) indique qu'ils se transforment en quelque chose, en grains de sécrétion, sans doute. Cette transformation s'achève probablement dès le début de la mitose. C'est une vérification de la loi formulée par Prenant, de l'antagonisme entre les phénomènes de sécrétion et les phénomènes de division.

D'ailleurs, les grains de graisse peuvent avoir une autre origine : on trouve quelquefois des plasmopyrènes indiscutables avec des croissants de substances grasses accolées à eux, conformément aussi aux images qu'a observées Nicolas (**1892**), et que j'ai revues dans les cellules intestinales. Certains granules de graisse phosphorée laissent après eux un corps plus gros que les grains d'origine mitochondriale et qui se colore comme les corps pyrénoïdes. Rappelons que Jannsens (**1901**) a vu dans le spermatogonies des Tritons des graisses dans le noyau et nous retrouverons fréquemment ces graisses nucléaires dans les spermatogonies dégénérescentes. Il semble donc, qu'ici comme ailleurs, les graisses puissent apparaître dans la cellule au contact de divers organites, mais j'insiste sur ce point qu'elles apparaissent toujours au contact de corps figurés ou se superposent à des corps figurés ainsi que cela a été vu depuis longtemps par Altmann (**1894**), vérifié maintes fois, et ainsi que j'ai pu m'en assurer en étudiant les cellules intestinales. Je répète ici que je ne comprends pas l'apparition d'une enclave figurée dans une substance amorphe, lorsqu'il s'agit d'une enclave graisseuse, formée d'une substance nouvelle qui paraît peu ou pas miscible au cytoplasme et pour laquelle on ne peut invoquer, semble-t-il, un phénomène physique de séparation. On comprend bien, au contraire, qu'une substance nouvelle apparaisse au contact de deux substances différentes par suite des réactions qui peuvent se produire entre l'une et l'autre.

Le centre cellulaire

Il existe constamment, dans les gonies primitives, un centre cellulaire bien net. Il s'observe depuis leur plus jeune âge et dans toutes les conditions, seulement il est plus ou moins facile à voir à cause des dispositions variées du noyau.

Ce centre a été vu par Hermann (1889), Drüner (1895), Nicolas (1892), Meves (1891), Vom Rath (1893), G. Levi (1911). La plupart de ces auteurs ont donné de la sphère une description qui correspond à celle du corps mitochondrial. La description de Nicolas seule paraît s'adresser uniquement à des spermatogonies primitives.

Meves (1891, 1895 et 1897) décrit la sphère comme une masse de volume considérable munie d'une membrane. D'après ses figures d'ailleurs, le fuseau central se forme dans la sphère et non à ses dépens. Sa description est confirmée par Benda (1893), Meves a d'ailleurs reconnu que sa description se rapportait à un corps mitochondrial.

Au contraire, Henneguy (1896), Nicolas (1892), Vom Rath (1893) ont observé une sphère analogue à celle que je décris ici.

Drüner (1891) donne de la sphère attractive des images un peu schématisées qui, certainement, correspondent à des images mitochondriales en halo autour du centrosome, les mitochondries étant plus ou moins agglutinées aux irradiations. J'ai observé fréquemment des images analogues à celles de Drüner, surtout chez le *Bombinator* (fig. 150).

Van der Stricht (1895), Mac Grégor (1899), n'ont pas vu la sphère dans les gonies primitives, et Jannsens (1901) en nie fermement l'existence ; il a bien vu des points colorables et géminés, mais il nie qu'ils aient une spécificité quelconque.

Si Jannsens avait eu l'occasion d'étudier les spermatogonies du *Bombinator*, il aurait été convaincu de l'existence d'un centre cellulaire constant et bien différencié (fig. 17 à 21), malgré le peu de sympathie qu'il semble éprouver pour cet organite de la cellule. Chez cette espèce, en effet, le centre cellulaire est particulièrement net et facile à voir, à cause de la situation généralement périphérique du noyau (fig. 176, 178, 180, 181). Il se présente sous l'aspect d'une petite masse irrégulièrement arrondie, d'une taille un peu supérieure à celle du nucléole et renfermant deux ou plusieurs corpuscules centraux. Cette masse se voit immédiatement à cause du centrage des anneaux et des halos mitochondriaux autour d'elle.

Sur les préparations fixées par la méthode de Benda ou le formol trichloracétique, en général avec toutes les fixations qui donnent au cytoplasme un aspect homogène, le centrosome paraît irrégulièrement arrondi, limité par une ligne nette; il est habituellement dépourvu d'irradiations dans les cellules à noyau peu polymorphe où les mitochondries commencent à se grouper autour de la sphère. Dans les cellules avec anneaux, halos mitochondriaux, on lui voit des irradiations (fig. 178, 181, 184), mais toujours fines et courtes. Autour du centrosome, on distingue souvent une ligne en arc de cercle qui paraît être constituée par des débris du fuseau de la mitose précédente comme en témoigne le fait qu'à la télophase, elle est bien plus visible et se trouve souvent en continuité avec le ligament intercellulaire. Quelquefois, on trouve accolés à la sphère quelques grains ou bâtonnets mitochondriaux. Il ne s'agit pas ici de « centralkapseln », ni de bâtonnets ou de réseau analogues à ceux qui ont été décrits dans les spermatocytes (M. Heidenhain, 1900). Je n'ai pas, jusqu'à présent, trouvé de formations homologues dans les spermatogonies primitives.

Au contraire, dans les préparations fixées aux liquides de Flemming ou de Bouin, le centrosome paraît entouré d'irradiations plus ou moins développées (fig. 51, 57, 66, 18, 41), tantôt très petites, tantôt allant jusqu'à la périphérie de la cellule comme dans les images de Drüner. Les irradiations sont plus ou moins accolées aux mitochondries, qui, par ces méthodes, sont généralement mal conservées, et on se rend compte que les aspects de la sphère décrits par Drüner sont bien des aspects d'anneaux ou de halos mitochondriaux agglutinés et accolés par la précipitation contre les irradiations du centrosome. Le fait que ces irradiations ne sont pas visibles ou sont très réduites sur les préparations qui présentent d'ailleurs les caractères d'une bonne fixation, et qu'au contraire le centrosome paraît y être souvent bien limité, entouré d'une fine membrane (ce qui cadre mal avec l'idée de rayons émis par lui), permet de douter de la réalité de cette image rayonnante, au moins dans la plupart des cas. D'autre part, si on le compare avec l'image du centre cellulaire au début de la caryocinèse, on est frappé de l'irrégularité des irradiations de la sphère au repos et de leur variabilité avec les réactifs, tandis que l'aster du début de la mitose se présente avec des caractères relativement identiques à eux-mêmes. L'image d'un aster au repos n'est due, comme on l'a dit, qu'à une orientation des travées du réseau cytoplasmique, et ce réseau, comme le réseau nucléaire, est très probablement, dans le cas qui nous

occupe, un réseau de précipitation. Il semble donc que cette image n'ait rien de réel et que l'aspect véritable de la sphère soit celui des figures 176 à 185, 202). Cela paraît certain et j'en suis, pour ma part, persuadé, mais il reste intéressant de noter que, pendant la coagulation, le réseau produit par précipitation du plasma hyalin tend à s'orienter autour de la sphère. Cette orientation, que je crois secondaire et artificielle, me paraît bien plus intéressante que ne le seraient des irradiations préexistantes; elle témoigne de ce fait que la substance hyaline, comme les autres constituants du cytoplasme (mitochondries, enclaves, etc.) subit l'influence orientante de la sphère attractive. Cette orientation n'apparaît pas dans le cytoplasme, mais elle est révélée par la précipitation de l'albumine et l'orientation du précipité.

Si le centrosome est bien visible chez le *Bombinator*, il est visible aussi chez toutes les autres espèces lorsqu'il n'est pas masqué par le noyau. Chez les espèces à noyau très polymorphe, il est le plus souvent caché, mais on le voit chaque fois que les lobes nombreux du noyau laissent libre l'endroit où il doit se trouver : le centre du cytoplasme (fig. 26, 27, 36). Chez *Bufo*, on le trouve au centre de la masse mûriforme des lobes du noyau qui sont souvent disposés en rosette autour de lui (fig. 36). Chez *Hyla*, il a la même disposition, mais l'orientation des lobes nucléaires est rarement nette (fig. 26, 27, 28). Il renferme souvent plusieurs corpuscules centraux. Chez la *Salamandre*, le *Triton*, il est difficile à voir, perdu qu'il est entre les plis du noyau. On le trouve cependant assez aisément dans les spermatogonies qui renferment un halo ou des anneaux mitochondriaux; il n'y a, en effet, qu'à chercher au centre de l'anneau. Chez l'Axolotl et la grenouille rousse, il est généralement situé dans la concavité du noyau réniforme (fig. 65, 67, 69, 71). Dans les gonies à noyau rond de l'Axolotl, de l'Alytes et de la grenouille verte, le centrosome est souvent un peu excentrique (fig. 51, 53, 58, 40, 42); le noyau est alors aussi excentrique dans la direction opposée comme si l'un et l'autre tendaient à occuper le centre de la cellule. Mais souvent, lorsque le noyau est parfaitement arrondi (*Axolotl*, *Rana temporaria*, *Alytes*), le centre est étroitement appliqué contre le noyau et occupe une petite cupule de la membrane nucléaire qui présente en ce point une dépression exactement suffisante pour le loger (fig. 40, 74, 75). C'est la position que je considère comme normale pour le centre cellulaire : la situation la plus centrale dans une cellule dont le noyau est arrondi et tend à être central. On comprend combien le centrosome est difficile à apercevoir lorsqu'il est ainsi

disposé, et combien les constatations négatives sont de peu de valeur.

Ainsi qu'on le voit, le centrosome occupe généralement le centre du cytoplasme ; lorsque la situation centrale du noyau l'en empêche, il occupe le centre de la plus grande masse de cytoplasme, conformément aux schémas établis par M. Heidenhain (1900).

L'expression de sphère attractive doit être ou bien supprimée, ou rendue exactement synonyme de celle de centrosome. Si, en effet, on nomme sphère l'ensemble de ce qui, dans le cytoplasme, est centré autour du centrosome, il faudra appeler sphère tout le cytoplasme, car tout le cytoplasme est susceptible d'être soumis à l'action orientante de la sphère ; e noyau lui-même, si on le prend dans son ensemble, peut s'orienter autour de la sphère ainsi que le montrent des images telles que les figures 36, XXXIII (1). Je crois plus correct de n'appeler sphère ou centrosome que la petite masse différenciée qui entoure les corpuscules centraux et qui ne paraît pas indépendamment d'eux.

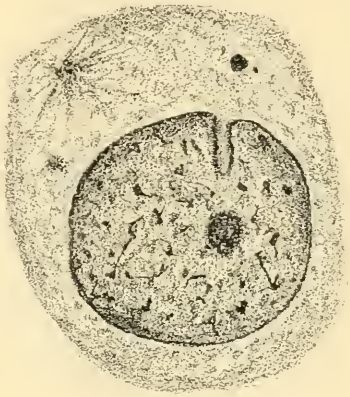


Fig. XXV. Gonie I de *Rana esculenta*. Centrosome excentrique.

Déplacements du centre cellulaire. — Le centre cellulaire n'occupe pas toujours le centre géométrique des spermatogonies, bien qu'on puisse considérer cette situation centrale comme étant de règle. Si l'on met à part le cas des cellules à noyau arrondi dans lesquelles le centrosome est rejeté un peu sur le côté par le noyau, il reste un certain nombre de cas où, sans qu'on puisse recourir à la même explication, le centre cellulaire est nettement excentrique (fig. 66). J'ai longuement étudié ces déplacements, ces décentrements des spermatogonies, pourrait-on dire, en cherchant à déterminer à quels phénomènes de la vie cellulaire ils sont liés.

Ils semblent liés d'une part à des phénomènes de dégénérescence, surtout chez les gonies de la période interspermatogénétique. Le centrosome semble donner le signal d'une évolution anormale de la cellule en devenant excentrique. Fréquemment dans ce cas, il se divise rapidement

(1) Cependant, jamais les éléments « contenus dans le noyau » ne s'orientent autour du centre cellulaire La membrane nucléaire est infranchissable pour l'influence de la sphère au moins dans les cellules au repos

en deux ou trois centres qui s'entourent d'irradiations (fig. 56). Nous étudierons plus loin ce mode de dégénérescence.

D'autre part, il semble que dans la plupart des cas, le déplacement du centre (en dehors de la prophase bien entendu), soit lié au début de l'élaboration de matériaux de réserve. C'est souvent en situation excentrique qu'il s'entoure du corps mitochondrial compact, et il semble que l'apparition de ce corps mitochondrial soit un stade important dans la formation des enclaves. Le centrosome est fréquemment excentrique dans les gonies en dégénérescence oviforme, mais ce n'est là qu'un cas particulier de son rôle, dans la production des enclaves, des matériaux de réserve, car cette dégénérescence est caractérisée surtout par un accroissement de la cellule qui se charge d'enclaves diverses. Cette situation excentrique de la sphère dans les gonies primitives, alors surtout qu'elle est entourée du corps mitochondrial, doit être rapprochée de la situation qu'occupe dans les ovocytes le corps de Balbiani. Il semble que le centre cellulaire se déplace vers le point du cytoplasme où se produit une élaboration active. Il faut rapprocher aussi de cela la situation excentrique des *Nebenkerne* des cellules glandulaires.

Fig. xxvi. Gonie I de *Bufo calamita*. Centrosome excentrique. (C'est probablement le début d'une évolution oviforme.)

Relations du noyau avec le cytoplasme

Le polymorphisme nucléaire dans les gonies primitives des Batraciens et surtout les variations de ce polymorphisme ont fait penser de tout temps aux cytologistes qui se sont occupés de cette question que les échanges entre le noyau et le cytoplasme y étaient particulièrement intenses. De quelle nature sont ces échanges et comment s'opèrent-ils ? C'est là un point d'un intérêt capital et pour l'étude duquel ces éléments sont un objet de tout premier choix.

Le noyau joue un rôle dans la production des enclaves, c'est une

notion qui ressort de ce fait constant que les phénomènes cytoplasmiques qui préparent la production des enclaves : groupement des mitochondries, apparition de granules graisseux, sont liés à l'état moyen ou maximum de polymorphisme pour une espèce donnée.

L'activité des échanges entre le cytoplasme et le noyau est encore prouvée par l'existence de canalicules intranucléaires, de replis profonds de la membrane qui ont pour résultat de mettre en contact plus intime et par une large surface, les éléments du cytoplasme et ceux du noyau. Les canalicules intranucléaires semblent devoir permettre surtout des échanges dans le sens cytoplasme-noyau; en effet, le cytoplasme intra-canaliculaire semble condensé et le canalicule intranucléaire apparaît comme plus large au début de sa formation qu'au stade terminal, autant qu'on peut sérier les images. Jamais je n'ai vu à l'intérieur de substances qu'on puisse interpréter comme étant d'origine nucléaire.

Les échanges dans le sens noyau-cytoplasme se font surtout suivant un mode qui mérite d'être étudié avec quelque détail.

La présence dans le cytoplasme de corps pyrénoïdes, de véritables nucléoles, évoque l'idée que ces corps ne sont que des nucléoles sortis du noyau. Meves (**1893**) a constaté l'issue de chromatine hors du noyau des gonies primitives de *Salamandre* vers la sphère attractive. Il compare ce phénomène avec ceux observés par Henneguy (**1893**) qui a constaté l'élimination de substances nucléaires vers le corps vitellin. Jannsens (**1901**) a observé dans le cytoplasme des granules chromatiques (sans doute des corps pyrénoïdes), qui sont pour lui d'origine nucléaire. Il a constaté l'issue de nucléoles à travers la membrane nucléaire.

On voit fréquemment, ainsi que je l'ai signalé déjà, le nucléole occuper un lobe étroit du noyau, surtout lorsque ce nucléole est gros et structuré; il s'y encastre pour ainsi dire, la membrane nucléaire s'étrangle derrière lui et il se trouve mis en liberté dans le cytoplasme. On observe toutes les étapes de ce phénomène chez toutes les espèces, il est particulièrement net chez les Anoures et chez *Hyla*, à cause de l'aspect caractéristique et de la taille relativement grande du nucléole. Il est très net et très frappant chez les espèces à noyaux arrondis comme *Rana esculenta* ou *Alytes*.

Ce phénomène n'est pas une singularité et nombre d'auteurs ont décrit l'issue de corps figurés au dehors du noyau. Cependant, on n'aime pas à voir se rompre la membrane nucléaire qui n'oppose cependant qu'une bien faible barrière et on ne saisit pas la signification de ce phéno-

mène parce qu'on ne le rattache pas à des phénomènes mieux connus. Or, ce n'est là qu'un cas particulier d'un processus très général qu'on rencontre, semble-t-il, dans tous les éléments où il se fait une élaboration active de deutoplasme.

Chez les espèces à noyau très polymorphe (tritons, salamandres, crapauds), on observe souvent, dans le cytoplasme, un lobe du noyau séparé complètement de la masse nucléaire (ainsi qu'on peut s'en assurer par l'examen de la série des coupes), et dont la chromaticité est plus ou moins dégradée. Quelquefois, la chromatine a complètement disparu ou plutôt a perdu sa colorabilité par l'hématoxyline au fer, et le stroma nucléaire est plus ou moins nettement acidophile (fig. XXVII).

Le phénomène est plus net encore chez les espèces à noyau rond où l'on observe fréquemment, à côté du noyau principal, un noyau plus petit, muni d'un nucléole et dont la colorabilité et la forme sont plus ou moins altérées. Souvent, le nucléole du petit noyau est plus volumineux que celui du noyau principal (fig. 55), quelquefois, le petit noyau est constitué presque uniquement par ce nucléole avec un peu de chromatine, le tout entouré d'une membrane nucléaire (fig. 55). On observe donc toutes les transitions entre une amitose inégale et l'expulsion d'un nucléole, et on doit attribuer à ce dernier phénomène la même signification. Il est probable que le nucléole expulsé est coiffé d'un peu de membrane nucléaire (1) constituant une sorte de petit noyau sans chromatine.

J'ai constaté après PLATNER (1889), LAGUESSE (1906) et bien d'autres, l'issue de nucléoles dans les cellules glandulaires suivant un processus analogue à celui que je viens de décrire. Il faut, je crois, rapprocher ce fait de l'existence si fréquemment signalée par LANGERHANS (1869), Ch. GARNIER (1899) dans les cellules glandulaires de deux noyaux, dont l'un apparaît comme chiffonné et plus ou moins dégénéré, et les phénomènes se relient sans doute dans les cellules glandulaires par divers intermédiaires (LAGUESSE 1907) comme ils se relient si nettement dans les gonies des Batraciens. Ce parallélisme peut être invoqué encore comme témoignage de l'élaboration active de deutoplasme dans les spermatogonies et de la similitude des phénomènes qui accompagnent l'élaboration du deutoplasme dans tous les éléments, quelle que doive être l'utilisation ultérieure des produits élaborés.

En tous cas, le cytoplasme et le noyau peuvent échanger non seule-

(1) Toutes réserves faites sur l'authenticité de cette membrane.

ment des substances dissoutes, mais aussi des corps figurés, et les plasmopyrènes ne paraissent représenter que des nucléoles passés du noyau au cytoplasme par le processus que nous venons d'indiquer.

Il est à remarquer que dans le cas où il y a une amitose incomplète, le cytoplasme reçoit du noyau non seulement la substance nucléolaire, mais aussi des grains de chromatine. Or, dans le cas des gonies l'amitose avec séparation d'un lobe du noyau est l'exception, tandis que la petite amitose avec séparation du seul nucléole est la règle. L'utilité de la substance nucléolaire pour le travail d'élaboration du cytoplasme paraît donc prépondérante, tandis que l'utilité de la chromatine paraît accessoire ou nulle.

FIG. XXVII. Gonie I de *Rana temporaria*, avec un lobe du noyau séparé et en voie de dégénérescence.

HERTWIG (1903) et ses élèves ont décrit dans les éléments les plus divers l'issue de substances chromatiques dans le cytoplasme. Dans les éléments séminaux plus particulièrement, il y aurait expulsion d'une partie de la chromatine (trophochromatine), les noyaux ne gardant que la chromatine qui a une signification héréditaire (idiochromatine) (1). Il semblerait ici que c'est la substance nucléolaire qui a la valeur trophique. Quant à la chromatine, je remarquerai seulement qu'elle n'est pas aussi précieuse pour l'espèce, pour l'hérédité, qu'on veut bien l'admettre généralement, puisque une partie plus ou moins grande peut aller dégénérer dans le cytoplasme ou rester dans le noyau, sans que pour cela l'évolution ultérieure des éléments soit modifiée. Quant à distinguer la chromatine qui est expulsée de celle qui reste, à appeler l'une idiochromatine et l'autre trophochromatine, cela paraît vraiment difficile. Il faudrait admettre que toute la trophochromatine se localise dans le lobe nucléaire destiné à se séparer du reste et que l'idiochromatine s'en retire. Ce serait vraiment par trop invraisemblable, et d'ailleurs toutes les images montrent que c'est un lobe ou une partie quelconque du noyau qui dégénère, et non pas un lobe qui paraît prédestiné à ce sort, et qui se distingue du reste de la masse nucléaire avant de s'en séparer.

(1) Ainsi que l'indique par exemple WASSILIEFF.

RÉSUMÉ

En somme, la cytologie des gonies primitives est dominée par un fait principal : ces cellules sont le siège de transformations relativement actives de matériaux, elles ont une fonction sécrétoire relativement importante.

A cette fonction sécrétoire, on doit rattacher : l'aspect granulaire des mitochondries et les figures nombreuses et diverses qui témoignent d'échanges actifs entre le cytoplasme et le noyau. L'élaboration aboutit à la formation d'une petite quantité de grains graisseux.

Il n'y a pas, semble-t-il, une juste proportion entre l'activité des phénomènes préparatoires de la sécrétion qui sont très marqués (échanges nucléo-cytoplasmiques, transformation presque complète des mitochondries ou chondrioplastes), et la quantité de matériaux élaborés. Cette observation me paraît importante et digne de remarque : On peut dire que dans les gonies primitives, *il apparaît au moins à un moment donné, des phénomènes préparatoires d'une sécrétion qui n'a pas lieu ou qui n'a lieu que partiellement.*

Ces phénomènes préparatoires de la sécrétion apparaissent, à un moment seulement de l'existence des gonies primitives ou du moins, sont surtout marqués à ce moment. C'est alors que *le noyau est à son maximum de polymorphisme,* qu'il prend un aspect clair, que des lobes du noyau ainsi que des nucléoles sont expulsés dans le cytoplasme par une sorte d'amitose dégénérative. C'est alors que les mitochondries devenues granuleuses et gonflées se groupent en corps mitochondriaux. En général, l'évolution sécrétoire s'arrête là, les corps mitochondriaux se résolvent, les mitochondries granuleuses et gonflées se résorbent sans doute (comme elles font pendant la mitose ; voir page 76) et *le noyau revient à son état de polymorphisme moyen ou minimum.* Nous allons voir qu'anormalement, ces phénomènes sécrétoires peuvent continuer.

DÉGÉNÉRENCE DES CELLULES MÈRES INDIFFÉRENTES

A toutes les époques de leur vie, les gonies primitives sont susceptibles de dégénérer. L'étude de leur dégénérescence est d'un intérêt tout particulier, car elle nous montrera qu'il y a d'autres voies ouvertes pour

l'évolution de ces éléments sexuels que la transformation en spermatocytes et en spermatozoïdes, et que c'est à bon droit que je les nomme indifférents. D'autre part, un certain nombre des modes de dégénérescence présentent un grand intérêt cytologique : les anomalies de l'évolution de la cellule étant souvent capables d'éclairer son évolution normale.

Bellonci (1886) pensait que toutes les cellules à noyaux polymorphes étaient destinées à dégénérer. Vom Rath (1893) a vu des apparences de dégénérescence dans les gonies de la *Salamandre* à la fin de l'été et en hiver, il a constaté corrélativement une diminution de la zone régénératrice. Meves (1895) lui objecte que cette zone a une taille variable suivant les individus. Meves (1895) étudie les rapports des noyaux polymorphes avec la mitose et la dégénération, il pense avec Benda (1893) que les noyaux polymorphes ne sont liés ni à l'un ni à l'autre de ces phénomènes. Meves croit cependant qu'il y a des dégénérescences et il indique comme dégénérescentes les cellules dont les noyaux sont peu polymorphes, il note que leur cytoplasme présente deux zones différemment colorables dont l'interne paraît être de nature mitochondriale.

Parmi les divers modes de dégénérescence des spermatogonies, je ferai une place à part à l'un d'eux, à cause de sa fréquence et de l'intérêt théorique qui s'y rattache.

Dégénérescence oviforme

On a de tout temps signalé des cas d'hermaphroditisme chez les Batraciens. Il serait fastidieux de passer en revue tous les travaux qui ont été écrits sur ce sujet. Un certain nombre d'entre eux ont trait à des cas d'hermaphroditisme authentiques, à des phénomènes d'ordre véritablement tératologique. Un autre groupe de faits se rapporte à la présence d'œufs plus ou moins rudimentaires dans le testicule. Friedmann (1896) a signalé la présence de ces œufs chez *Rana viridis* (*esculenta*). Cette espèce est, en effet, un objet de choix pour leur étude. La présence de cellules oviformes dans le testicule des crapauds aux abords de l'organe de Bidder, est relativement fréquente. Elle a été signalée par Knappe, 1886, King 1907. On peut trouver des cellules en tout identiques aux ovocytes non seulement dans les tubes séminifères chez tous les Anoures, mais chez les Urodèles, entre les cystes. On peut les rencontrer aussi chez les Anoures, entre les tubes séminifères (1).

(1) Voir le travail d'ensemble de Davenport-Hooker (1911

L'examen comparatif des espèces chez qui la présence de ces cellules oviformes est fréquente, et où on peut aisément étudier tous les stades de leur formation (*Rana esculenta, Bufo calamita*) et des espèces où ces éléments sont rares, montre que ces ovocytes rudimentaires ont toujours la même origine, qu'ils sont le résultat d'une transformation oviforme des gonies primitives. Cette transformation oviforme ne devient une dégénérescence que secondairement, sans doute parce que ces ovocytes ne trouvent pas dans un testicule les conditions de milieu nécessaires à l'achèvement de leur évolution normale.

La transformation oviforme des gonies I s'observe à tous les stades de leur évolution. Je l'ai trouvée dans le testicule adulte, dans le testicule au moment de la préspermatogénèse. La transformation de l'ébauche sexuelle en un ovaire paraît n'être qu'un cas particulier et particulièrement précoce de la transformation ovocytaire des gonocytes, et dans le cas où cette transformation n'a pas lieu, on ne doit pas considérer que l'ébauche devient mâle mais qu'elle reste indifférente ainsi que je l'ai dit déjà.

Dans le testicule adulte, la transformation ovocytaire des gonies primitives n'a pas lieu à tous les moments de l'année, on l'observe seulement pendant la période de repos interspermatogénétique. Jamais je n'ai observé cette transformation pendant la grande poussée de spermatogénèse. Elle semble, au contraire, avoir lieu au moment le plus éloigné de cette poussée, c'est à la fin de l'hiver qu'elle semble le plus fréquente chez toutes les espèces. Elle accompagne cependant chez *Rana esculenta* et *Bufo* les poussées préspermatogénétiques ; mais chez la première espèce où, comme je l'ai indiqué, ces poussées se produisent à peu près toute l'année, il semble qu'elles sont moins marquées et avortent plus tôt quand l'évolution oviforme est plus intense. En un mot, il y a dans une certaine mesure, antagonisme entre les deux transformations, oviforme et spermatogène.

J'étudierai d'abord la dégénérescence oviforme chez *Rana esculenta*, où elle est fréquente aussi bien à la préspermatogénèse que pendant l'époque de repos hivernal chez l'adulte. Elle paraît variable suivant les individus. Ordinairement discrète, il n'est pas rare de la trouver tellement abondante que la préparation prend un aspect tout particulier et qui frappe au premier examen : une gonie primitive sur deux ou trois est souvent transformée ou en voie de transformation. C'est sur ces préparations qu'on peut bien suivre toutes les étapes de cette évolution.

Les cellules qui vont subir la transformation oviforme sont souvent au maximum de polymorphisme nucléaire (fig. 79, XXX). La sphère attractive est le plus souvent excentrique et le noyau est généralement clair et incisé. Il se gonfle peu à peu et les replis de la membrane nucléaire disparaissent; en même temps le nucléole devient souvent véritablement énorme tandis que les grains de chromatine se rangent en files plus ou moins continues (fig. 79 à 82, 93), en prenant un aspect anguleux. A ce stade de début, le suc nucléaire semble être très fluide, presque privé de substances albuminoïdes. Des nucléoles et des fragments de noyau continuent à se séparer de la masse principale et à aller dégénérer dans le cytoplasme (fig. 97). Le phénomène d'amitose inégale est même particulièrement actif.

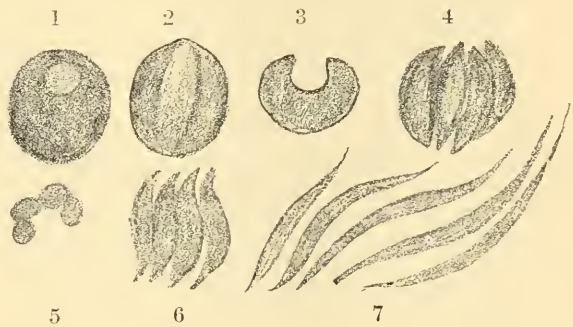


FIG. XXVIII. Evolution des corps pyrénoïdes dans les gonies en voie de transformation oviforme. Les figures 3 et 5 représentent la coupe optique des figures 2 et 4, en direction perpendiculaire à celles de ces dernières. 1. corps pyrénoïde normal ; 7. filaments pointus séparés (ces images ont été prises dans diverses cellules).

Dans le cytoplasme, des modifications remarquables commencent à apparaître. Tandis que les mitochondries, groupées en corps mitochondrial, grossissent et se chargent de graisse, les chondriocontes et les mitochondries qui restent dans le cytoplasme deviennent incolorables ; il est probable aussi qu'elles se multiplient car on trouve fréquemment des grains groupés par deux, par trois ou par quatre (fig. 90, 92, 96). On n'observe plus à ce moment de chondriocontes, mais des grains très fins entre lesquels on voit un piquetis de petits grains qui ne se colorent plus par la méthode de BENDA (fig. 88, 89, 90, 96). Ils sont probablement d'origine mitochondriale comme peuvent le faire penser les figures de multiplication des mitochondries qu'on observe auparavant, et leur mode de groupement analogue à celui des mitochondries (fig. 89, 91); il s'y joint peut-être des granulations nouvellement apparues dans le cytoplasme ; en tout cas, le cytoplasme prend l'aspect finement granuleux si caractéristique qu'on trouve constamment dans les ovocytes pendant la période d'accroissement (fig. 84, 85, 89, 90). Les corps pyrénoïdes du cytoplasme, au lieu de rester arrondis comme ils sont dans les gonies normales,

subissent une sorte de scission longitudinale qui les décompose en filaments à extrémités pointues disposés parallèlement (fig. 80, 81, 83, 84, 88, 89, 94, 92 et XXVIII).

Je me suis demandé longtemps d'où provenaient ces filaments sériés. J'ai pu, sur une série de préparations très favorables de *Rana esculenta*, m'assurer qu'ils provenaient de corps pyrénoïdes clivés parallèlement. Ce qui est très remarquable, c'est que dans les mêmes éléments, il n'est pas rare d'observer le même clivage dans le nucléole (fig. 86).

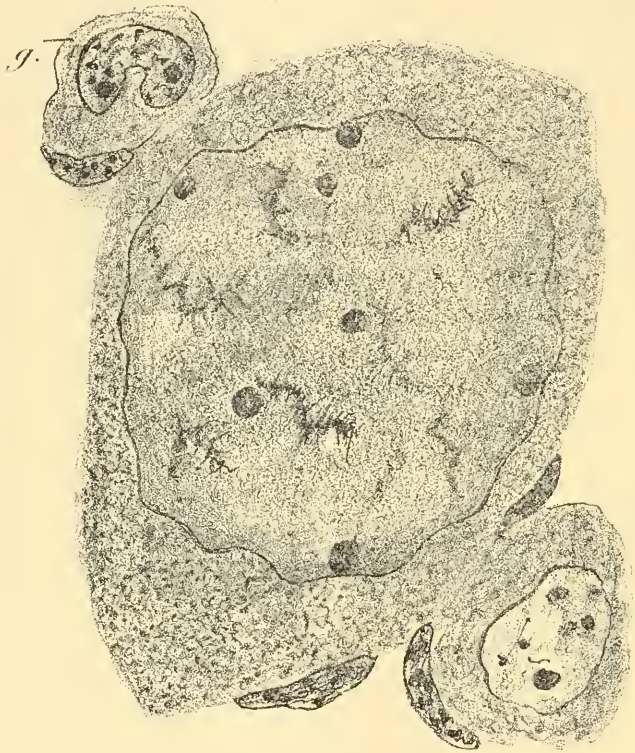


FIG. XXIX. Cellules oviformes dans un testicule de *Triton vulgaris*. *g*, gonie normale.

La sphère s'entoure souvent d'irradiations au début (fig. 79), plus tard elle se montre fréquemment avec un aspect tout à fait singulier. Elle est munie d'une dizaine de prolongements épais et courts, pointus et bien limités du cytoplasme ambiant comme si cette sphère en était séparée par une fine membrane ou plutôt était constituée d'une substance non miscible au cytoplasme (fig. 82, 83, 87). Dans les stades plus avancés encore, la sphère se divise quelquefois en deux ou trois sphères filles, il y a un véritable affolement dans l'orientation de la cellule (fig. 94, 88 et XXXIV).

Ce phénomène n'est pas constant et paraît être rapidement suivi de dégénérescence.

Jusqu'ici, nous n'assistons qu'à une hypertrophie de la cellule et les

seuls caractères communs avec l'œuf sont la grande taille de tout l'élément, l'aspect du cytoplasme, la structure du noyau. La similitude avec un ovocyte est déjà grande. Il suffit pour s'en rendre compte de comparer les cellules qui sont à ce point de leur évolution avec les ovocytes jeunes d'une ébauche femelle. C'est surtout une similitude de structure et de taille. On observe souvent chez *Bufo* et surtout chez *Bombinator* des cellules énormes qui, avec tous les caractères de structure des ovocytes (nucléaire aussi bien que cytoplasmique) ont encore un noyau bilobé (fig. 85).

Cette différence de forme entre le noyau de certaines gonies à ce stade et le noyau des ovocytes (1) est secondaire si l'on songe que les caractères de structure du noyau, du cytoplasme, l'augmentation de volume de la cellule, du nucléole, l'élaboration intense d'enclaves sont tout à fait identiques à ce qu'on voit dans les ovocytes au stade correspondant.

Fig. xxx. Gonie I en dégénérescence (début d'évolution oviforme ?) chez *Axolotl*. Remarquer les figures d'expulsion de nucléoles et le canaricule nucléaire.

Beaucoup d'éléments hypertrophiés dégénèrent vers ce stade. Il semble que cela tienne simplement à ce que leur grande taille fait qu'ils s'énucléent pour ainsi dire eux-mêmes d'entre les gonies de la couche pariétale, et tombent dans la lumière de l'ampoule séminifère. C'est cette chute dans la lumière du tube qui détermine leur dégénérescence immédiate, sans doute parce qu'ils ne peuvent plus recevoir les substances nutritives venues des vaisseaux. Les cellules folliculeuses pénètrent alors dans leur cytoplasme (fig. 83, 87).

(1) D'ailleurs, je n'ai pas vu d'ovocytes de *Bombinator* au stade correspondant, il est possible que le noyau soit aussi bilobé.

Le plus souvent, l'évolution avorte à ce stade, ou même avant, sans avoir présenté rien de certainement caractéristique qui puisse permettre d'affirmer qu'il s'agit bien de cellules en dégénérescence oviforme. La sériation serrée des stades seule montre qu'on doit bien les interpréter ainsi, et que cet aspect de la cellule se retrouve au début de toute transformation ovocytaire véritable. Mais quelquefois cette évolution va plus loin, et aboutit à la formation d'ovocytes incontestables qu'on ne peut

Fig. XXXI. Cellules oviformes dans un testicule de *Bufo calamita*.

distinguer de ceux d'un jeune ovaire (fig. 83, 84). Ces cellules oviformes évoluées sont bien moins fréquentes que les précédentes, elles sont cependant assez abondantes chez *Rana esculenta* et un grand nombre des cas d'hermaphrodisme signalés chez cette espèce se rapporte à leur présence. Le noyau y est arrondi, le nucléole s'est divisé en trois ou quatre parties, la chromatine s'est disposée plus nettement en séries de grains dont l'ensemble constitue les filaments plumeux si caractéristiques des ovocytes. Le cytoplasme est devenu finement granuleux avec cet aspect tout particulier qu'on lui trouve dans les ovocytes et qu'on voit dès le début de la transformation. On y voit un corps granuleux souvent disposé en forme de croissant, souvent irrégulier, creusé de canalicules de Holmgren

nombreux, et qui rappelle tout à fait le corps de BALBIANI des ovocytes; les granulations constitutives sont de grande taille et recouvertes de grains graisseux. On a enfin l'aspect typique d'un ovocyte en voie d'accroissement, c'est bien à un véritable ovocyte qu'on a affaire.

L'évolution oviforme des gonies primitives ne s'observe pas seulement chez *Rana esculenta*, elle est fréquente chez *Bombinator*, mais elle avorte généralement assez tôt. Les cellules n'ont pas non plus un aspect d'ovocyte aussi frappant à cause de leur noyau fréquemment bilobé ainsi que nous l'avons dit. L'aspect du cytoplasme et la structure du noyau permettent cependant de rapprocher ces éléments des cellules en voie d'évolution oviforme (fig. 90, 92, 96). On la trouve encore chez *Rana temporaria*; elle est fréquente chez *Bufo calamita* dans tout le testicule (fig. XXXI), mais surtout au voisinage de l'organe de BIDDER et ce fait mérite d'être noté. Les cellules oviformes poursuivent alors leur développement jusqu'à un stade plus avancé encore que chez *Rana esculenta*. On trouve des nucléoles nombreux et périphériques, les groupements divers caractéristiques de la chromatine des ovocytes, les structures cytoplasmiques de l'œuf.

Il n'est pas rare de rencontrer des cellules oviformes entre les tubes séminifères chez les Anoures, ce qui s'explique par la fréquence relative de spermatogonies situées hors des tubes, ou exclues des tubes au moment de la poussée spermatogénétique (1). Ces cellules évoluent mieux et dégénèrent moins vite que dans les tubes et atteignent souvent un développement considérable. Des œufs ainsi situés ont été signalés chez *Rana temporaria* par MARSHALL (1884), HOFFMAN (1886), LATTER (1890). Je les ai vus assez souvent chez *Rana esculenta* et *Bufo calamita*.

Il est intéressant de remarquer que ces œufs sont très fréquents relativement à la rareté des gonies intertubulaires. Je pense qu'on doit expliquer cette fréquence parce que ces gonies étant, de par leur situation, entourées de toutes parts de tissu mésenchymateux nourricier, ne dégénèrent presque jamais comme font les cellules oviformes intratubulaires. Ces dernières paraissent dégénérer surtout parce qu'elles sont dans de mauvaises conditions de nutrition. Les premières sont assez exactement dans les conditions des œufs ou des cellules de l'organe de BIDDER.

En résumé, chez les Anoures, l'évolution oviforme d'une partie des gonies est constante, pendant la période interspermatogénétique ; elle

(1). Voir tissu interstitiel page 257).

avorte généralement de bonne heure, mais aboutit assez souvent à des ovocytes en apparence normaux.

J'ai trouvé aussi des cellules oviformes à tous les stades de leur développement chez les diverses espèces du genre *Triton* (fig. XXIX). Elles sont plus rares que chez les Anoures, mais évoluent assez souvent jusqu'à un développement très avancé, sans doute parce que chez ces animaux, les ovo-

FIG. XXXII. Quatre stades successifs de l'évolution des cellules de l'organe de Bidder de *Bufo pantherina*. *a*, cellule mère (gonie) ; *c*, gonie à noyau incisé ; *b* et *d*, stades de début de la formation des cellules oviformes. Comparer avec les dégénérescences oviformes chez *Rana esculenta* (planche IV.)

cytes ne perdent pas aussi vite contact avec le conjonctif et les vaisseaux par suite des rapports particuliers des gonies avec le conjonctif chez les Urodèles. C'est pour les mêmes raisons sans doute que, dans l'organe de BIDDER, les ovocytes (issus de cellules en tout identiques aux spermatogonies) évoluent jusqu'à un stade relativement avancé. Les cellules de l'organe de BIDDER ne sont certainement que des cellules oviformes analogues à celles qu'on trouve chez tous les Batraciens et les stades jeunes de leur évolution sont parfaitement superposables à ceux des cellules oviformes de *Rana esculenta*, *Triton*, etc. (fig. XXXII).

Autres modes de dégénérescence des gonies

La dégénérescence oviforme est de beaucoup le mode le plus fréquent et les autres dégénérescences des gonies primitives peuvent être pour la plupart, rattachées à une évolution oviforme avortant dès son début. On observe cependant d'autres dégénérescences, mais bien plus rarement. La dégénérescence par pycnose est rare. Plus fréquemment, on voit le noyau se fragmenter (fig. XXXIII et XXXIV), et tous ses fragments dégénérer dans le cytoplasme qui se charge de graisse, puis se liquéfie à son tour. Ce mode de dégénérescence est dû, je pense, à une exagération des phénomènes que j'ai décrits : bourgeonnement du noyau, amitose inégale, expulsion de nucléoles, et production d'enclaves. Il se passe dans ces éléments des phénomènes d'élaboration excessifs, ou plutôt il y a exagération des phénomènes préparatoires de la sécrétion.

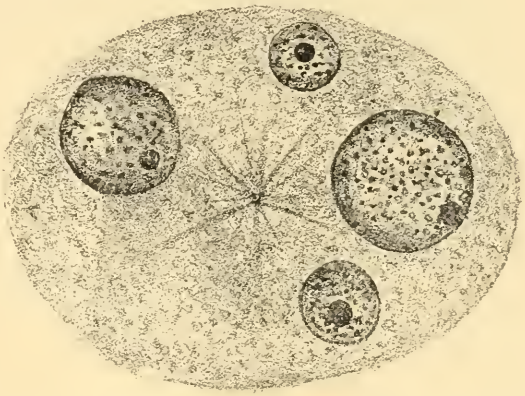


FIG. XXXIII. Gonie I de *Rana esculenta* (juin) à noyau fragmenté.

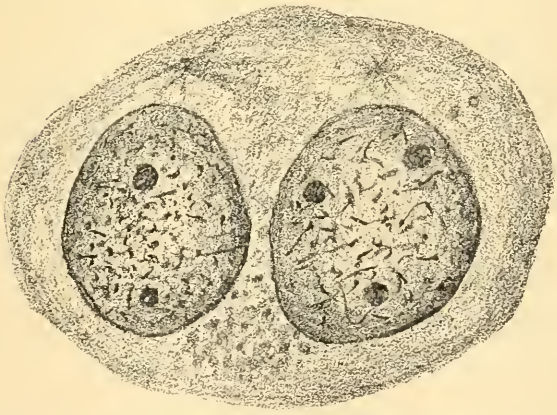


FIG. XXXIV. Gonie I *Rana esculenta* (décembre) à noyau fragmenté et à deux sphères.

Enfin, on observe des dégénérescences assez nombreuses au moment de l'excrétion des spermatozoïdes : des gonies primitives entraînées sans doute dans la masse des substances visqueuses dégénèrent en grand nombre dès qu'elles sont séparées de la paroi conjonctive du tube sémi-

nifère, séparées par conséquent du tissu nourricier. Le cytoplasme prend un aspect homogène, le noyau devient clair, se fragmente et le tout se dissout. Cette dégénérescence est pour ainsi dire accidentelle, elle ne s'accompagne pas de phénomènes cytologiques dignes d'attention, c'est la mort brutale de la cellule. Mais il est intéressant de constater que les gonies dégénèrent dès qu'elles ont quitté la paroi des tubes séminifères, cela est une confirmation de l'explication que j'ai donnée de la dégénérescence souvent précoce des cellules oviformes.

Fig. xxxv. Gonie I (géante ?) de *Bombinator*. Centrosome avec plusieurs groupes de centrioles, noyau très incisé.

Chez les Urodèles, je pense qu'on doit rattacher la dégénérescence des gonies I aux phénomènes d'évolution oviforme (fig. xxx). Bellonci **1886**, Meves **1893**, Nussbaum **1900**, etc., ont signalé la dégénérescence de spermatogonies dont une grande partie paraissent être des gonies primitives. En général, les gonies I des Urodèles, qui sont entraînées entre les cystes de spermatogonies II, de spermatocytes et de spermatozoïdes finissent par dégénérer. Celles qui restent dans la

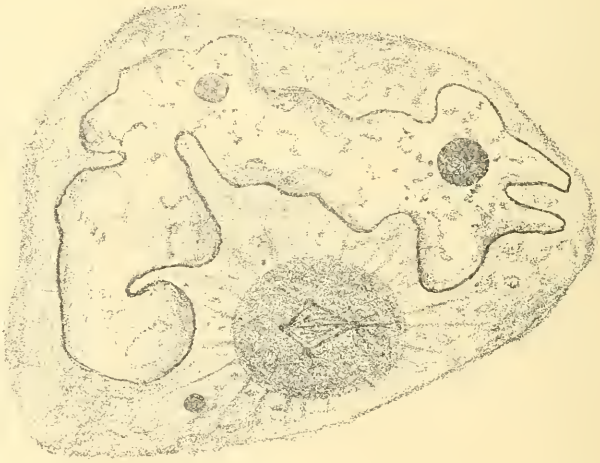


Fig. xxxvi. Gonie I (géante) chez *Bombinator*. Il se forme une sorte de fuseau pluripolaire à l'intérieur du centrosome qui est énorme et pourvu d'irradiations.

petite plage où les gonies I sont serrées l'une contre l'autre ne dégénèrent guère. Dans le premier cas, les gonies dégénèrent par un processus qui rappelle souvent les premiers stades de l'évolution oviforme. Il semble que ce soit une évolution oviforme arrêtée dès son début ainsi que cela s'observe souvent chez toutes les espèces. (fig. XXX).

Enfin, un certain nombre de dégénérescences se rattachent à un gigantisme sans caractère nettement oviforme ou du moins présentant des particularités remarquables. Les spermatogonies géantes s'observent surtout chez *Bombinator*. J'en ai donné ici deux figures : XXXV et XXXVI. L'une présente une sphère géante dans laquelle les corpuscules centraux forment une sorte de petit fuseau pluripolaire à l'intérieur du centrosome. Il s'agit bien d'un centrosome véritable et non d'un corps mitochondrial comme en témoignent, d'une part, les irradiations qui en partent et, d'autre part, la comparaison avec les éléments voisins de la même préparation. L'autre à une sphère de volume à peine augmenté et à corpuscules centraux nombreux. Cette structure se rattache sans doute plus ou moins directement à l'évolution oviforme. Il convient de rapprocher cet aspect de la sphère à centrioles nombreux, des divisions si fréquentes du centrosome dans les cellules oviformes.

LA SEXUALITÉ CHEZ LES BATRACIENS

La fréquence et la généralité de l'évolution oviforme des cellules sexuelles mâles des Batraciens me paraît mériter de retenir l'attention. Ces phénomènes éclairent bien des discussions anciennes et indiquent l'interprétation qu'on doit donner de plusieurs faits intéressants.

Le determinisme du sexe chez les Batraciens

Il faut remarquer que tous les faits de dégénérescence oviforme plaident contre l'idée que le sexe est prédéterminé. On sait qu'un grand nombre de biologistes admettent que le sexe est déterminé dans l'œuf. Ces auteurs basent leur manière de voir sur le fait que le nombre pour cent de mâles et de femelles est en général constant dans une espèce donnée et qu'on n'arrive pas, par des changements dans les conditions de vie, des larves à faire varier cette proportion. Remarquons, cependant, que ces constatations purement négatives perdent de leur valeur en face des

constatations inverses qui, pour être peu nombreuses, ont l'avantage d'être d'ordre positif. Les résultats concordants de Cuénot, King, R. Hertwig montrent cependant d'une manière à peu près certaine que les conditions de nutrition n'influent pas sur le sexe des larves de Batraciens (1). Ces expériences ne prouvent nullement que le sexe ne soit pas déterminé par des conditions locales.

La théorie de la prédétermination du sexe a reçu récemment un appui commode mais peu solide, en ce qui concerne les Vertébrés au moins, dans les observations de chromosomes accessoires, à qui on attribue généralement le rôle de déterminer le sexe. J'examinerai plus loin cette question, mais je puis dire déjà qu'il est loin de se dégager des travaux écrits sur ce sujet l'impression de certitude ou même de sécurité qu'on souhaiterait.

Chez les Batraciens, non seulement rien ne justifie l'opinion que le sexe des cellules soit déterminé avant qu'on observe en fait la différenciation de la glande sexuelle dans le sens masculin ou dans le sens féminin, mais le fait des dégénérescences oviformes vient nous montrer que le sexe des cellules primitives n'est pas irrévocablement fixé, même chez le mâle adulte.

D'autre part, il faut insister sur le fait que les dégénérescences oviformes sont nombreuses surtout dans les périodes de repos interspermatogénétique, aux moments les plus éloignés de la grande poussée de spermatogénèse; je n'en ai jamais observé pendant cette poussée. Il y a donc antagonisme entre l'évolution oviforme et l'évolution spermatogène. Cet antagonisme ne peut s'expliquer que d'une façon : par l'existence de deux causes différentes produisant, l'une, l'évolution spermatogène, l'autre, l'évolution oviforme des cellules mères indifférentes.

Peut-on avoir quelque indication sur la nature de ces causes ? On risque fort, en voulant préciser, de tomber dans des erreurs grossières ou d'émettre des hypothèses gratuites. Les expériences signalées plus haut montrent que si ces causes sont extrinsèques par rapport aux cellules sexuelles, elles ne résident sans doute pas dans les variations de nourriture ou de milieu (2).

J'avais d'abord pensé, et c'est l'idée qui inspire aussi certaines considérations de M. Bouin (1900) que la disposition des cellules satellites

(1) Il faut remarquer que la plupart des expériences de cet ordre portent à faux. Pour arriver à agir sur le sexe des larves, il faudrait opérer au moment ou on peut supposer que le sexe impréeis se détermine et à ce moment là seulement. Encore, le problème se pose-t-il avec une complexité vraiment effrayante.

(2) Cependant R. Hertwig (1905) a mis en évidence l'influence de la température.

jouait un rôle important. J'ai renoncé à cette idée. On observe en fait que les cellules oviformes évoluent plus longtemps chez les Urodèles (où elles sont entourées de toutes parts par les éléments nourriciers), que chez les Anoures. Mais il faut distinguer entre les causes qui *déterminent* l'évolution oviforme et les conditions qui *permettent* à cette évolution *de continuer*. Il est évident que, parmi les dernières seulement, on doit faire intervenir une disposition assurant un contact large entre la cellule oviforme et les éléments nourriciers. Le fait que chez les Anoures, les cellules oviformes dégénèrent dès qu'elles sont séparées de la paroi du tube séminifère le prouve bien. Mais les rapports des éléments sexuels avec les éléments satellites ne sont pas différents au début de l'évolution oviforme de ce qu'ils sont pendant l'évolution spermatogène.

Le fait que chez la Grenouille par exemple, on voit à certaines périodes de l'année une véritable explosion de dégénérescences oviformes, comme à un autre moment on voit une véritable explosion de spermatogénèse suggère l'idée que les excitants qui déterminent ces évolutions viennent de la circulation ou du système nerveux, et ne sont pas d'ordre local. Cette hypothèse a contre elle l'observation qu'on voit souvent les deux évolutions en même temps (poussées préspermatogénétiques accompagnant l'évolution oviforme chez le crapaud). Je pense qu'elle renferme cependant quelque part de vérité que je ne me charge pas de démêler maintenant (1).

L'évolution oviforme paraît être la résultante de causes diverses, dont les unes sont d'ordre général, les autres d'ordre local, et qui, probablement, agissent mieux sur les cellules à certains moments de leur évolution (avant la prophase, semble-t-il). Leur résultat est de déterminer l'établissement d'un équilibre nouveau entre les divers organites de la cellule, équilibre tel qu'il n'y a pas seulement continuation des processus d'élaboration normale ou de processus d'élaboration seulement ébauchés dans les cellules mères, mais établissement de processus nouveaux (formation des filaments pointus, des petits grains cytoplasmiques).

Les causes qui déterminent chez l'embryon l'évolution oviforme des gonies sont, sans aucun doute, de même nature, mais peut-être plus complexes encore; il y a quelque chose de plus. Il n'y a pas seulement évolution des cellules dans le sens femelle, il s'établit en même temps une disposition du mésenchyme telle que l'évolution oviforme puisse se pour-

(1) On peut admettre, par exemple, que les cellules sont plus sensibles à l'un ou à l'autre excitant, selon l'état où elles se trouvent lorsqu'il agit.

suivre. Les causes qui déterminent cette disposition sont d'ordre local comme le prouve l'existence chez le crapaud d'un organe de Bidder à côté du testicule.

Le fait que, chez le crapaud, les cellules oviformes du testicule sont bien plus fréquentes au voisinage de l'organe de Bidder, donne aussi quelques indications sur la cause déterminant leur apparition. Il y a, à la partie antérieure du testicule, un territoire d'évolution oviforme, tandis qu'à la partie postérieure est le territoire spermatogène. Divers cas d'hermaphrodisme anatomique sont justiciables de la même interprétation.

Indifférence sexuelle des cellules mères

Toutes ces déductions n'aboutissent pas à une explication nette, mais elles montrent cependant *que le sexe des cellules mères n'est certainement pas prédéterminé, et qu'il est déterminé à un moment donné par des causes extérieures aux cellules sexuelles.*

Dans le même ordre d'idées, nous signalerons les observations d'Ancel (**1903**), chez Hélix.

Il est à remarquer aussi que dans le cas où l'embryon se différencie en femelle, presque toutes les cellules indifférentes (autant qu'on sait du moins, car je n'ai pas étudié cette question par moi-même) subissent la transformation en ovocytes. L'évolution dans le sens mâle est marquée au contraire par ce fait que les cellules mères restent indifférentes et demeurent toute la vie susceptibles d'évoluer dans les deux sens. On peut donc dire que les mâles de Batraciens sont femelles en puissance, tandis que l'inverse ne paraît pas être vrai. Pflüger avait admis déjà que les grenouilles sont très souvent mâles dans leur jeunesse et deviennent femelles plus tard. Cette idée de Pflüger, défendue récemment sous une forme un peu différente, par Schmidt Marcel (**1909**), ne se heurte à aucun fait ; et rien ne s'oppose à la possibilité d'une telle évolution. Il est bien entendu qu'elle ne sera jamais qu'une exception, puisque la plupart des femelles ont leur sexe déterminé depuis l'âge de têtard, mais c'est une exception possible.

Cas d'hermaphrodisme accidentel

Les cas d'hermaphrodisme de la Grenouille ne sont pas rares et on en trouve un grand nombre rapportés dans la littérature.

Parmi ces cas, un certain nombre semble avoir trait à des testicules

où les dégénérescences oviformes étaient particulièrement nombreuses. Le cas de FRIEDMANN (1896) est tout à fait typique à cet égard. Mais il en est d'autres qui sont des cas incontestables d'hermaphrodisme. Il y a eu alors transformation en testicule d'une partie de la glande et transformation en ovaire du reste. Le cas de YUNG (1907) est très démonstratif. Je ne passerai pas en revue les autres, renvoyant, comme je l'ai fait déjà, au travail de DAVENFORT-HOOKER (1911). Ces cas me paraissent extrêmement intéressants, en ce qu'ils viennent confirmer les raisons qu'on a de croire que le sexe des cellules est déterminé par des causes purement locales. Ils ne sont pas en contradiction, cependant, avec les observations qui montrent que les conditions générales peuvent avoir une influence, car il est possible que les conditions locales n'aient d'autre action que d'augmenter la sensibilité des cellules indifférentes à l'un ou l'autre des excitants venus de l'extérieur. Les cas d'hermaphroditisme comme celui de YUNG sont extrêmement rares, ils méritent cependant d'être rapprochés du cas de l'organe de BIDDER ; chez le crapaud mâle, la transformation oviforme est localisée à une portion de l'ébauche génitale comme chez la grenouille de YUNG.

En somme, l'hermaphrodisme véritable des Batraciens est une rareté tandis que l'existence d'ovocytes dans le testicule est la règle, au moins à un moment de l'année.

L'organe de Bidder

Je ne veux pas traiter ici la question de l'organe de BIDDER, je me demanderai seulement s'il doit être considéré comme un fait d'hermaphrodisme normal. Je n'ai pas étudié avec assez de soin le développement de l'ébauche génitale chez le crapaud pour pouvoir contredire les données de KNAPPE (1886) qui affirme que les ébauches de l'organe de Bidder et du testicule sont indépendantes. Elles le sont, en effet, chez *Bufo vulgaris*, au stade indiqué par KNAPPE, cela ne prouve pas qu'elles le sont plus tôt. Il est probable que l'ébauche sexuelle se divise d'une façon précoce. Aux stades jeunes, elle est assez longue pour pouvoir donner, par la suite, les deux ébauches de KNAPPE.

Chez *Bufo calamita*, l'organe de BIDDER fait habituellement corps avec le testicule, même chez l'adulte, et se continue insensiblement par des ampoules séminifères qui contiennent des cellules oviformes.

Les cellules de l'organe de BIDDER ne sont pas des ovocytes, au point

de vue physiologique puisqu'ils ne sont pas pondus, ce qui serait difficile, vu l'absence de canal excréteur. Mais au point de vue anatomique, on ne peut les considérer autrement, elles sont donc tout à fait analogues aux cellules oviformes du testicule. Comme elles, elles sont vouées à la dégénérescence (Aimé et Champy 1908). Elles se régénèrent constamment, ainsi que l'a vu King (1907), aux dépens de cellules parfaitement identiques aux spermatogonies. Chez *Bufo pantherina*, où j'ai pu suivre leur évolution, la transformation des gonies en cellules de Bidder passe exactement par les mêmes stades que les transformations oviformes de la Grenouille verte (fig. XXXII et planche V).

L'organe de Bidder peut donc être considéré comme une région, ou un lobe de l'organe génital où l'évolution oviforme est devenue la règle, ou, si l'on veut, les cellules oviformes du testicule de la Grenouille correspondent à un organe de Bidder diffus.

En résumé, si le crapaud ne peut être considéré comme physiologiquement hermaphrodite comme l'est, par exemple, l'escargot, il l'est anatomiquement et cela lui est à peine particulier, puisque les autres Batraciens le sont à un moment donné de l'année, à un moindre degré, comme la Grenouille, ou le sont en puissance.

Le cas de l'organe de Bidder n'est qu'un cas particulièrement régulier de ce phénomène général : l'évolution oviforme des gonies chez Batraciens mâles. (1)

DIVISION DES GONIES PRIMITIVES

La forme souvent lobée des gonies primitives a fait penser à Von La Valette Saint-George (1875), Nussbaum (1890), Vom Rath (1893), que ces éléments se divisent par amitose. Pour Mac Grégor (1899), la division amitotique est le mode de division normal. Flemming (1887-1897), Hermann (1889), Jannsens (1901) ont montré que le mode de division habituelle est la karyokinèse. Meves (1897), Jannsens (1901) pensent qu'on ne peut dire à coup sûr si ces éléments ne se divisent pas quelquefois amitotiquement.

Je n'ai jamais observé d'amitose dans les gonies primitives chez aucune espèce. On voit fréquemment une division amitotique du noyau,

(1) Il est possible que l'organe de *Bidder* ait une utilisation physiologique autre que celle d'un ovaire, cela n'est nullement contraire à la signification anatomique que je lui attribue. Ce rôle physiologique hypothétique n'est en tous cas pas très important, car les crapauds privés d'organe de *Bidder* ne paraissent pas en souffrir.

mais cette division est généralement inégale et n'est pas suivie de plasmodiérèse, mais de dégénérescence du plus petit des fragments nucléaires.

Ces phénomènes s'observent d'ailleurs surtout à une époque où la multiplication des gonies primitives est peu active.

Si quelque doute peut rester lorsqu'on étudie les espèces à noyau très polymorphes, il n'existe plus si l'on s'adresse à des espèces dont le noyau est relativement arrondi. Nous dirons donc simplement que les gonies primitives se divisent par mitose.

Moment où apparait la mitose

Ces divisions ont lieu à toutes les périodes de l'année, cependant, elles sont plus actives au moment de la poussée spermatogène, au moins chez les Anoures. Chez les Urodèles, il n'est pas commode de trouver à ce moment les gonies primitives réunies en une très petite plage et de se rendre compte de l'activité avec laquelle elles se divisent. Chaque fois que j'ai trouvé un grand nombre de ces gonies à cette époque, il y avait de nombreuses mitoses.

La mitose des spermatogonies des Batraciens a fait l'objet de travaux très importants, on peut dire des travaux qui ont établi le schéma de la karyokinèse chez les Vertébrés : Flemming, Meves, etc (1). Mais un petit nombre seulement d'auteurs se sont occupés des gonies primitives, toutes les recherches de Meves et de Flemming portent sur les spermatogonies secondaires.

La première manifestation de la karyokinèse est l'apparition du filament chromatique. Avant d'étudier le mode de formation de ce filament, il est bon de rechercher à quelle époque de la vie cellulaire se produit la mitose et à quel degré de polymorphisme nucléaire, à quel état du cytoplasme correspondent les premiers phénomènes prophasiques.

C'est une loi générale chez toutes les espèces que les cellules entrent en mitose lorsqu'elles sont vers le minimum ou à l'état moyen de polymorphisme nucléaire (fig. 22, 29, 37, 42, 58, 73). Ainsi, le filament nucléaire se produit dans des noyaux ronds chez *Rana esculenta* (fig. 58), *Alytes* (fig. 42), *Axolotl* (fig. xxxvii) dans des noyaux relativement peu compliqués mais encore très lobés chez *Bufo* (fig. 37), *Hyla* (fig. 29), dans des noyaux

(1) La bibliographie de cette question étant des mieux connues, je crois inutile de reproduire ici un historique qu'on trouve partout.

réniformes ou bilobés chez *Rana temporaria* (fig. 73), bilobés ou trilobés chez les Tritons et les Salamandres (1).

Les noyaux des cellules qui vont se mitoser montrent habituellement de nombreux nucléoles ou des nucléoles qui se divisent activement. Il semble que cette division du nucléole précède constamment la formation du filament chromatique.

On voit quelquefois, chez *Alytes*, *Rana esculenta* notamment (sans doute parce que le phénomène y est plus clair), des noyaux qui ne sont pas au minimum de polymorphisme et dans lesquels la chromatine s'ordonne en séries de grains comme pour préparer le peloton chromatique. Le nucléole ne se divise pas, mais il est, en général, énorme et structuré. On remarque souvent dans ces cellules une bipartition de la sphère attractive. S'il s'agissait d'une mitose prochaine, cette bipartition de la sphère serait anormalement précoce. Je pense qu'il s'agit simplement d'un phénomène de dégénérescence oviforme au début. Ces images se rattachent d'ailleurs aux dégénérescences oviformes par toute une série d'intermédiaires.

On pourrait d'ailleurs comparer l'évolution oviforme au début à une mitose plus ou moins déviée, mais cette comparaison est un peu lointaine.

Prophase

Le peloton chromatique apparaît d'abord sous forme d'un filament bien plus granuleux, plus chiffonné et plus fin que dans les autres spermatogonies ainsi que le remarque Jannsens (**1901**). Dès le début, ce filament est homogène. Cependant, çà et là, on trouve sur le filament des nodosités très colorables comme les nucléoles. La plupart des nucléoles ont disparu à ce moment, il reste le plus souvent un ou deux gros nucléoles très peu colorables prenant le vert lumière dans les méthodes de triple coloration. Il semble que les autres, qui se sont activement divisés au début en restant unis par des ponts de substance, aient contribué à la formation du filament. Il est d'ailleurs difficile de dire de quelle manière ils y contribuent, mais il est un fait certain : c'est qu'au début, le filament présente des nodosités colorables comme les nucléoles et qu'à la fin, ses réactions de colorabilité ne sont plus exactement les mêmes que celles de la chromatine de l'état de repos, mais sont intermédiaires entre celles de la chromatine et celles des nucléoles.

(1) Je fais bien entendu la part du gonflement prophasique.

Je n'ai pas observé de torsion du filament à ces stades précoces. Cette torsion signalée par Bonnevie (1905), Della Valle (1912), sur d'autres objets ne s'observe que plus tard. Le filament m'a paru variqueux, mais pas tordu.

Le filament chromatique se raccourcit peu à peu, en même temps qu'il vient occuper dans le noyau une situation très périphérique, il s'enroule pour ainsi dire contre la surface interne du noyau (fig. XXXVII). En même temps, le noyau se gonfle, comme cela s'observe d'habitude, et se régularise de plus en plus, ce qui est sensible surtout chez les espèces à noyaux très polymorphes. Le suc nucléaire devient de moins en moins colorable et semble à la fin être constitué par une solution albuminoïde extrêmement étendue. Le filament devient aussi de plus en plus colorable et se teinte d'une façon homogène. Cela semble dû, d'une part à ce que les nodosités un peu différentes du reste au début, se fondent dans l'ensemble, et surtout à ce que tous les albuminoïdes qui constituent le suc nucléaire semblent se déposer sur ce filament, se condenser en lui. Il est de toute évidence que le filament chromatique de la prophase ne représente pas seulement la chromatine du noyau, mais toutes les substances contenues dans le noyau. On a affaire à une sorte de condensation des albumines nucléaires. On ne peut dire que ce soit là une coagulation, ni une sorte de cristallisation (Della Valle), parce que le phénomène est bien plus complexe. Il se forme un filament sur lequel se déposeront toutes les substances contenues dans le noyau. Elles ne se condensent pas par un phénomène de séparation, elles se déposent sur le filament préexistant à la formation duquel des nucléoles contribuent certainement.

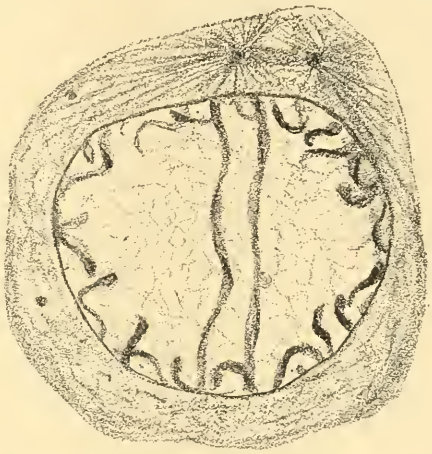


Fig. XXXVII. Prophase dans une gonie I d'*Axolotl*. Remarquer la torsion des chromosomes. Le suc nucléaire est coagulé sous forme d'un fin réticulum.

On observe, lorsque la coloration est favorable, une torsion du filament signalée par Heidenhain 1907, Bonnevie, Della Valle sur d'autres objets. Cette torsion s'observe dans le filament non segmenté et dans les

chromosomes après la segmentation, mais on ne l'observe pas au tout premier début de l'apparition du filament, il semble qu'elle soit liée au phénomène de raccourcissement.

Le filament chromatique se segmente alors qu'il est déjà épais, on voit la substance chromatique se séparer avant la substance plastique qui en constitue le substratum, celle-ci se sépare ensuite, mais des filaments de cette substance plastique réunissent encore les unes aux autres les extrémités des chromosomes.

Lorsqu'il est devenu épais, le filament a l'aspect d'un boyau arrondi, vermiforme, un peu aplati, de consistance visqueuse, appliqué le plus souvent à la face interne de la membrane nucléaire, à laquelle il semble adhérer par sa viscosité.

Vers le moment où le filament se segmente en chromosomes, le centrosome s'entoure d'irradiations de plus en plus nettes (fig. 22, 37, 42, 58, 59, 73). Ce sont des rayons fins et longs très serrés, ils ne paraissent pas artificiels ou du moins, la coagulation n'y ajoute que peu de chose ; ils varient peu avec la fixation. Le seraient-ils, ils témoignent cependant qu'à ce moment l'action orientante de la sphère attractive s'exagèra. Puis les deux corpuscules centraux s'écartent en restant réunis par un fuseau central qui représente la substance du centrosome étirée en fuseau (fig. 22, 59) et décomposée en filaments. Les filaments fins irradiés autour des pôles semblent être de même nature et de même origine que le fuseau central. Il faut donc admettre qu'ils sont d'origine centrosomienne. Ce qui me fortifie dans cette opinion, c'est que la sphère peut sans aucun doute émettre des irradiations dans d'autres cas, ainsi qu'en témoignent les images telles que les figures 66, 82, etc. Ces irradiations sont seulement à ce moment plus longues et plus fines, si fines qu'on ne peut les suivre complètement.

Pendant qu'il se divise, le centrosome reste central ; cela est très net chez les espèces à noyau très polymorphe comme la rainette, les crapauds. Le noyau a l'aspect d'un croissant ou d'un anneau incomplet et il est périphérique (fig. 29, 37). Chez les espèces à noyau rond ou peu lobé, le centrosome et le noyau gardent les rapports qu'ils avaient à l'état de repos, c'est-à-dire que l'appareil fusorial et le noyau tendent tous deux à occuper le centre de la cellule. Ils sont étroitement appliqués l'un contre l'autre (fig. 59). En général, les irradiations polaires sont bien visibles dans les gonies I. Elles occupent quelquefois tout le cytoplasme (fig. XXXVIII) et se croisent à l'équateur.

Mise au fuseau des chromosomes. — A ce moment, le noyau occupe donc une position relativement excentrique lorsqu'il est rond, et d'autant plus excentrique que le fuseau central grandit ; lorsqu'il est au repos très polymorphe, il s'est beaucoup régularisé et occupe aussi la périphérie cellulaire (fig. 22, 29). Il reste excentrique tant que la membrane nucléaire est intacte, et tant qu'elle est intacte, l'action des centrosomes ne se manifeste pas plus sur les éléments du noyau qu'elle ne se manifestait à l'état de repos. Aussitôt que la membrane nucléaire a disparu, les chromosomes quittent leur situation périphérique et reviennent vers le centre de la cellule. Ils y reviennent sans doute par l'action de la même force inconnue qui pousse le noyau à occuper le centre du cytoplasme. Cela paraît se faire très vite, car il est à peu près impossible de suivre les stades de ce retour au centre.

Il reste à expliquer pourquoi les chromosomes se disposent en U ou en V, la partie recourbée tournée vers l'axe du fuseau, comme cela a été observé maintes fois pour les gonies secondaires.

Il faut noter tout d'abord que la forme en V des chromosomes n'est pas régulière, elle est moins régulière encore dans les gonies primitives que dans les gonies secondaires, il y a souvent une branche beaucoup plus grande que l'autre, quelquefois même le chromosome a l'aspect d'un bâton non-recourbé, et il s'appuie contre le fuseau central par une de ses extrémités (fig. 32). C'est un fait notoire que la forme des chromosomes diffère dans une même cellule au moment de l'aster. Quelques auteurs attribuent aux chromosomes une individualité propre (Montgommery (**1901**), Jannsens **1909**), pensent que les chromosomes diffèrent de forme parce qu'ils sont en réalité différents dans leur constitution intime, qu'ils ont chacun une valeur différente, ainsi que le veut Weismann. On pourrait, dans une espèce à quatre chromosomes, numéroter ces chromosomes, les appeler A, B, C, D, et les distinguer les uns des autres.

Chez l'*Alytes* notamment, Jannsens et Willems (**1909**) observent que les chromosomes sont semblables deux à deux. A la métaphase, les chromosomes semblables sont rapprochés l'un de l'autre. Il y a un chromosome seulement qui n'a pas de jumeau. Ce sont ces chromosomes jumeaux qui se conjugueront dans les spermatocytes et les chromosomes d'un groupe sont, l'un d'origine paternelle, l'autre d'origine maternelle. Cette théorie est évidemment séduisante, mais malgré tous mes efforts, je n'ai pu retrouver constamment chez l'*Alytes* les chromosomes jumeaux de Jannsens. Chez cet animal comme chez les autres Batraciens, la forme

des chromosomes est très variable, elle varie non seulement dans une même cellule, mais aussi d'une cellule à l'autre. Je n'ai pas retrouvé non plus les groupes jumeaux avec la constance qu'on souhaiterait.

Chez toutes les espèces, on observe des différences de taille entre les chromosomes d'une même cellule, mais ces différences sont variables, dues à de simples hasards. Il est probable que le raccourcissement des chromosomes s'effectue plus ou moins vite et plus ou moins facilement selon des circonstances toutes fortuites : selon la forme du lobe du noyau où se trouve le chromosome, selon que la membrane nucléaire disparaît plus ou moins tôt. Chez l'*Alytes*, les choses se passent comme partout ailleurs et je pense que la figure sur laquelle JANNSENS fonde sa manière de voir est due à un hasard particulièrement rare. Il faut remarquer encore que s'il y a des différences de taille importantes dans les chromosomes des spermatogonies primitives, ces différences sont généralement moindres dans les spermatogonies secondaires. Suivant la théorie de JANNSENS, MONTGOMMERY (1901), les formes diverses des chromosomes à l'aster devraient être constantes dans leur diversité. Or, une telle constance ne s'observe pas.

Au moment où disparaît la membrane nucléaire, les chromosomes sont repoussés vers le centre de la cellule, et ils s'en rapprochent, semble-t-il, en roulant les uns sur les autres et en se serrant, autant que possible contre le fuseau central qui s'oppose à leur passage. L'action des centrosomes sur eux paraît être à ce moment nettement répulsive, comme le montre le fait qu'ils se rangent de manière à être le plus éloignés possible des deux pôles du fuseau. Il n'y a qu'une situation possible déterminée par ces deux forces, l'une les poussant vers le centre de la cellule, l'autre les repoussant loin des pôles du fuseau, c'est la situation qu'ils occupent en réalité en une couronne équatoriale. Le peu de hasard que laisse ce double déterminisme explique bien les légères différences dans leur situation, comme les hasards du raccourcissement expliquent les différences de forme.

La torsion des chromosomes s'observe jusque vers la mise au fuseau; à partir de ce moment, il est rare de l'observer, ou bien elle est très peu marquée. Il faut noter que c'est à partir du même moment que les chromosomes cessent de se raccourcir.

Métaphase

Le fait que chez les Batraciens, les chromosomes sont disposés en couronne équatoriale, tandis que dans d'autres cas : cinèses des blastomères chez les Poissons par exemple, (HENNEGUY (1888), BOUIN (1900),

FIG. XXXVIII. Métaphase de la mitose d'une gonie I d'*Axolotl*. Remarquer la longueur des irradiations polaires, qui se prolongent jusqu'à la membrane cellulaire et s'entrecroisent à l'équateur.

ils se disposent en plaque équatoriale, est sans doute explicable parce que, dans ce dernier cas, les chromosomes sont assez petits, ou les fibres du fuseau assez espacées pour que les chromosomes puissent s'introduire entre les fibres fusoriales et aller librement vers le centre de la cellule, où les pousse une force qui semble permanente (1). Le mode de formation du fuseau a certainement aussi une influence sur la situation des chromosomes à la métaphase.

(1) L'action répulsive des pôles du fuseau ne paraît, au contraire, nullement permanente, puisque, peu de temps après, dès le début de l'anaphase, elle va se transformer en une force attractive.

Je n'ai aucune observation à ajouter à celles des nombreux auteurs qui ont étudié la fissuration longitudinale des chromosomes. Avant que cette fissuration n'apparaisse, les chromosomes sont disposés de telle sorte qu'ils soient le plus près possible du centre de la cellule, et le plus loin possible des pôles du fuseau, c'est-à-dire aplatis dans le plan équatorial. Il faut tenir compte aussi de la viscosité considérable des chromosomes qui sont des masses demi-solides, susceptibles de l'infléchir dans tous les sens.

Dans cette situation équatoriale, ils subissent la division longitudinale généralement suivant le plan équatorial, rarement dans un autre plan, cette division peut être déjà effectuée alors que l'action des pôles du fuseau est encore répulsive. On peut observer dès la prophase une duplicité des chromosomes, mais cette duplicité n'est qu'exceptionnelle (Contra Dehorne), et il ne s'agit pas d'une véritable division. C'est plutôt une vacuolisation des chromosomes ainsi que le dit Grégoire. Je n'ai jamais vu cette duplicité du filament chromatique dès les premiers stades.

Il faut admettre que la répulsion des chromosomes se change en attraction, dès la fin de la métaphase, pour des raisons encore profondément mystérieuses. Cette attraction est démontrée par les images d'Henneguy dans les blastomères de la Truite, et par les images analogues qu'on observe dans les gonies secondaires, lorsque la mitose n'est pas suivie de cloisonnement.

L'attraction vers les pôles agit d'abord sur les extrémités des chromosomes (fig. 23, 39, 60) (*Cf.* Flemming, Meves, etc.) sur la partie la plus périphérique : ceci est paradoxal puisque c'est la partie qui est le plus éloignée des pôles. On peut cependant expliquer ces images de la manière suivante : la force qui pousse les chromosomes vers le centre de la cellule (appelons-la force centripète) tend constamment à appliquer les chromosomes sur le fuseau, elle agit d'ailleurs probablement plus intensément sur les parties les plus périphériques des chromosomes. Lorsque la répulsion des pôles va faire place à l'attraction, il faut admettre que l'action des centres, en changeant de sens, devient nulle à un certain moment. L'action de la force centripète peut alors repousser les extrémités des chromosomes vers le centre, ce qui ne peut se faire que suivant le schéma fourni par les figures réelles, en tendant à rebrousser les chromosomes contre le fuseau.

Le fait que cette action ne peut se faire sentir que pendant le laps

de temps très court où l'action des pôles du fuseau passe par zéro en changeant de sens, explique le peu de durée des images telles que celles des figures 23, 60, où les extrémités distales des chromosomes s'écartent.

Anaphase

Lorsque le changement de sens de l'action polaire s'est opéré et que cette action est devenue nettement attractive, elle agit bien comme on le peut prévoir, c'est-à-dire plus fortement sur la partie du chromosome la plus proche du pôle, sur la partie recourbée ; ainsi s'expliquent les figures bien connues d'ascension des chromosomes (fig. 61). Pendant cette ascension, la situation des chromosomes est déterminée d'une part par l'attraction des pôles qui agit sur les parties des chromosomes les plus proches d'eux, d'autre part, par la force centripète qui tend constamment à appliquer le chromosome le long du fuseau.

La résultante de ces deux forces pousse les chromosomes jusqu'aux pôles de l'aster, ils s'arrêtent alors en se rencontrant et se touchant les uns les autres. Pendant l'anaphase et la télophase, les pôles du fuseau ne cessent de s'éloigner l'un de l'autre comme cela a été constamment observé dans les objets les plus divers. Il est à remarquer que les irradiations des asters diminuent rapidement et cessent d'être apparentes dès que l'action du centrosome cesse d'être répulsive. Elles ne sont d'ailleurs jamais aussi marquées à la métaphase qu'elles l'étaient à la prophase. Elles sont toutefois constamment plus visibles dans les gonies I que dans les mitoses des spermatogonies II. Lorsqu'on peut colorer le fuseau d'une manière spéciale, les irradiations des asters ne se colorent pas toujours (fig. 60, 61). A la télophase, on observe constamment, comme cela est bien connu, que les extrémités des chromosomes se reploient vers l'axe du fuseau (fig. 33). Ce reploiement n'est qu'un résultat particulier de l'action de cette force qui pousse constamment la chromatine vers le centre de la cellule. Pendant l'anaphase, le reploiement des extrémités libres des chromosomes est rendue impossible par la présence des fibres du fuseau. Les images telles que celle de la figure 61 indiquent que, dès l'anaphase, les extrémités des chromosomes exercent une pression sur les fibres du fuseau. A la télophase, les fibres du fuseau semblent être en régression, et, en tous cas, elles n'opposent plus de résistance à la tendance centripète des chromosomes.

Télophase

La membrane intercellulaire se forme entre les deux cellules-filles de la périphérie vers le centre, étranglant le fuseau en son milieu. Lorsqu'on emploie les colorations à la Brésiline (fig. XL et XLI), on voit nettement que cette membrane qui s'avance vers l'équateur du fuseau est constituée par une lame se colorant comme le tissu collagène, dans le milieu de laquelle on distingue une lame moyenne, très fine, colorée par la Brésiline. On distingue le plus souvent, dans l'axe du fuseau étranglé, un faisceau de fibres plus grosses que les fibres périphériques, et qui, quelquefois, se colorent de manière différente, elles semblent formées par fusion des fibres du fuseau central ; ce sont elles qui constitueront le ligament intercellulaire.

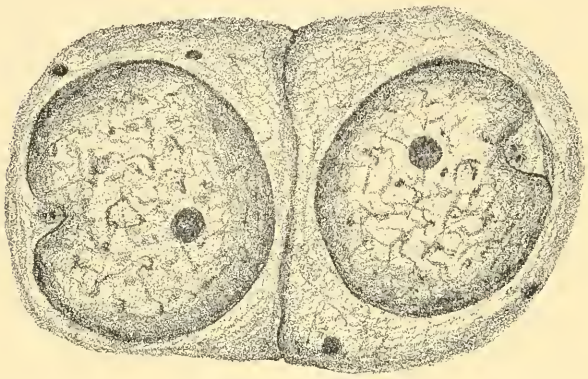


FIG. XXXIX. Gonie I de *Rana esculenta* avant la rotation télophasique. Centrosomes dans une cupule du noyau.)

Lorsque le cloisonnement est achevé, on observe sur la lame élastique moyenne un épaississement constituant le corps intermédiaire de Flemming, autour duquel on note aussi un épaississement des lames latérales en une sorte de lentille (fig. XL et XLI). L'épaississement de la lame moyenne est quelquefois granuleux, d'autres fois annulaire, le plus souvent lenticulaire et compact. Les filaments du fuseau présentent quelquefois au début des varicosités qui s'accolent l'une à l'autre comme dans les spermatocytes ; mais cela s'observe rarement.

Les chromosomes groupés en paquet dans chaque cellule fille, s'accolent les uns aux autres et s'entourent d'une membrane. La chromatine se fragmente peu à peu en petits grains, et une substance albuminoïde et colorable se dissout certainement dans le suc nucléaire, qui devient de plus en plus dense.

La substance fondamentale, le substratum visqueux des chromosomes paraît se réunir en une masse qui reconstitue vers le sommet du

fuseau le nucléole, ou plus souvent un certain nombre de nucléoles qui semblent devoir ensuite confluer en un seul, ou dont un seulement persistera et grossira (fig. 33).

Jannsens (1909) n'a pas vu le nucléole se reconstituer à la télophase, il pense que le nucléole est une inclusion de cytoplasme qui se produit à la fin de la télophase. Je ne pense pas que cela soit, et je crois que le nucléole se reforme ici comme dans les spermatocytes où le phénomène est bien net. D'ailleurs, dans le cas des noyaux en couronnes étudiés par Meves, on ne voit pas comment cette inclusion pourrait se faire.

Il arrive qu'on observe un nucléole persistant dans les noyaux en

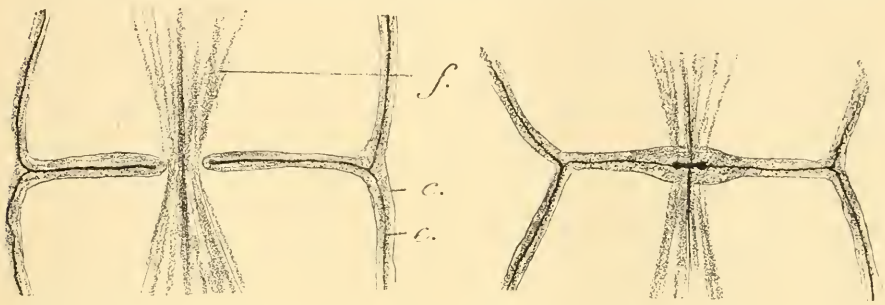


Fig. xl et xli. Cloisonnement télophasique chez *Axolotl*. *e*, lame élastique moyenne ; *f*, fuseau ; *c*, lame latérale collagène. Le cytoplasme n'a pas été représenté (coloration à la Brésiline-vert lumière.)

prophase avancée; ce nucléole persiste rarement pendant la mitose. Habituellement, le nucléole prophasique disparaît; il devient de moins en moins colorable par l'hématoxyline, puis ses contours deviennent irréguliers; il se soude aux chromosomes et s'en sépare en formant des filaments d'étirement. Il paraît finalement se confondre avec la substance plastique qui sert de substratum aux chromosomes.

Les nucléoles persistant pendant la mitose ne paraissent pas rentrer dans les noyaux fils, ils restent dans le cytoplasme et ont le sort ultérieur d'un corps pyrénoïde. On ne peut d'ailleurs les distinguer de ces corps avec sécurité une fois que la membrane nucléaire a disparu.

Pendant la mitose, chez toutes les espèces, les granules et filaments mitochondriaux sont répartis également dans le cytoplasme périphérique. De la prophase à l'aster, ils occupent une situation plutôt périphérique que centrale, tandis qu'à la télophase, ils se groupent plutôt vers le noyau (fig. xlix). L'action attractive ou répulsive de la sphère sur ces corps est bien plus faible que dans les gonies au repos; il paraît

cependant y avoir une action sensible qui est de même sens que sur les chromosomes : répulsion à la prophase et à la métaphase, attraction à l'anaphase et à la télophase.

De même qu'à l'état de repos, les corps chromatoïdes ne paraissent pas sensibles à l'influence de la sphère. Au moment de la mitose, il en existe au moins un gros, souvent constitué de deux sphérules inégales réunies. Pendant la métaphase, il est situé dans le cytoplasme, dans la zone équatoriale. A la fin de l'anaphase, il est fréquent, mais non constant, de le voir se diviser (fig. 32) et de voir les deux parties rester chacune dans une des cellules filles. Cette division du corps chromatoïde n'a ni la régularité, ni la constance de la division du même corps dans les spermatocytes.

A la fin de la télophase, on observe constamment le mouvement des centrosomes connu sous le nom de rotation télophasique. Quelquefois, ce mouvement est très précoce, et s'observe dès la métaphase (rainette, fig. 31, 32), donnant au fuseau un aspect tout particulier. Dans les spermatocytes et dans les spermatogonies II, il y a seulement rotation de 90° comme cela a été décrit maintes fois. Au contraire, dans les gonies primitives, il y a le plus souvent rotation de 180° (fig. 38).

Le résidu fusorial et le corps intermédiaire disparaissent rapidement après la division multiplicatrice des gonies I, et de petites cellules folliculeuses s'introduisent rapidement entre les cellules filles et les séparent.

Particularités spécifiques de la mitose des gonies

La mitose des gonies primitives se présente avec les mêmes caractères chez toutes les espèces. Le fuseau a toujours un aspect particulièrement large et ventru pendant la métaphase par comparaison avec les autres cinèses somatiques chez la même espèce (fig. 23, 39, 60, 61).

Le nombre des chromosomes varie certes avec les espèces. Il est de 16 chez la Salamandre (*Cf.* Flemming, Meves), de 18 à 24 chez les Tritons (*Cf.* Jannsens), de 16 chez la Grenouille verte, etc. Je n'ai pu compter les chromosomes chez *Bombinator*, ni chez *Hyla*.

Je ne puis assurer d'ailleurs que ce nombre soit rigoureusement constant chez une même espèce, notamment chez *Bombinator*, en tous cas, les variations du nombre des chromosomes d'une espèce à l'autre sont bien moins caractéristiques et moins frappantes que quantité d'autres caractères cytologiques : la forme et la disposition du noyau, par exemple. Chez toutes les espèces, les chromosomes sont longs, généralement plus

longs que dans les mitoses des gonies II et les autres mitoses somatiques ; il y a cependant à cet égard quelques variations spécifiques qu'il est intéressant de signaler : ils sont plus longs chez les Tritons, les Crapauds, le *Bombinator* que chez les Grenouilles et l'Alytes. Ainsi que je l'ai dit, je n'ai jamais pu arriver, malgré de patients efforts, à identifier chaque chromosome dans une même espèce et je pense que les variations de leur forme sont de pur hasard.

Une particularité qui mérite d'être signalée est l'aspect très fréquent sinon constant du fuseau, chez *Hyla*, au moment de la métaphase, les deux pôles étant inclinés en sens inverse. Je pense que cet aspect est dû à ce que la rotation télophasique s'indique ici bien plus tôt que chez les autres espèces. Chez *Rana esculenta*, *Bufo vulgaris*, elle commence d'ailleurs bien avant la télophase : dès le début de l'anaphase, on voit souvent les pôles du fuseau s'incliner en sens inverse. Il n'y a aucune régularité dans ce phénomène.

Les plus grandes différences entre les espèces s'observent à la prophase à cause de la forme plus ou moins polymorphe du noyau, et à la télophase où le noyau reprend aussi une forme plus ou moins polymorphe.

RÉSUMÉ

En somme, la mitose des gonies I se fait suivant des processus assez identiques chez les diverses espèces. Les phénomènes diffèrent peu de ceux qui ont été maintes fois décrits dans les spermatogonies secondaires. Les différences spécifiques qu'on peut observer dépendent de la forme spécifique du noyau prophasique, des variations spécifiques du nombre et de la longueur des chromosomes, de la précocité plus ou moins grande de la rotation télophasique. Il faut admettre qu'il y a, jusqu'à la métaphase, répulsion des chromosomes par les centres, et que cette action change de sens à l'anaphase : ceci dit sans préjuger de la nature des forces qui interviennent,

Divisions anormales

La division pluripolaire signalée par Nicolas (1892) chez la Salamandre n'est rare chez aucune espèce. Elle s'observe surtout chez *Bombinator* où ce mode de division est presque aussi fréquent que la mitose normale, mais on la trouve encore avec une grande fréquence chez tous les Anoures pendant l'époque du repos interspermatogénétique. On l'ob-

serve aussi chez les Urodèles et chez les Anoures en spermatogénèse. Chez *Rana esculenta*, où j'ai bien suivi l'évolution saisonnière, elle est très fréquente en dehors des périodes de spermatogénèse vraie et surtout pendant les poussées de préspermatogénèse annuelle, mais elle est fréquente encore au début de la spermatogénèse vraie, lors de la production de nombreux cystes de gonies secondaires (1).

Il importe tout d'abord de faire une différence entre la mitose simplement multipolaire qui reste à peu près régulière et la mitose multipolaire et hétérogène où il n'y a plus aucune régularité. Le premier mode de division intervient surtout au début de la formation des cystes de spermatogonies secondaires ; il est assez peu fréquent. Le deuxième intervient surtout pendant les poussées préspermatogénétiques. On l'observe cependant en tout temps chez le *Bombinator*. Ce phénomène doit être dû souvent à une sorte d'interférence entre les phénomènes d'ordre purement nutritif : élaboration d'enclaves, etc., et les phénomènes cinétiques. Très souvent, en effet, le fuseau pluripolaire et irrégulier se forme en situation excentrique, dans la situation qu'occupe la sphère lorsqu'elle paraît jouer un rôle dans les processus d'accumulation du deutoplasme. Nous avons vu que, dans ces cas, la sphère se divise souvent sans qu'il y ait ensuite division du cytoplasme. On pourra't donner de la mitose pluripolaire et irrégulière cette explication : C'est une mitose qui survient dans des cellules en voie d'évolution oviforme.

On voit, au contraire, chez *Bombinator*, *Hyla*, le fuseau pluripolaire régulier se former au centre de la cellule aux dépens d'une sphère bien centrale (fig. 109), pourvue de plusieurs corpuscules centraux, ce qui est fréquent chez ces animaux.

La division pluripolaire irrégulière (fig. 100) se produit souvent dans les cellules de grande taille, mais on l'observe aussi dans des éléments de taille normale. Elle ne paraît pas être déterminée alors par la trop grande taille de l'élément, mais par des conditions anormales de son cytoplasme ou de son noyau. Ces conditions sont purement intrinsèques et les influences extérieures paraissent avoir fort peu d'action. En effet, on observe des divisions pluripolaires irrégulières dans des éléments mêlés à d'autres qui se divisent normalement.

La division pluripolaire régulière s'observe dans des conditions tout autres, et, semble-t-il, chaque fois qu'une multiplication

(1) C'est d'une division pluripolaire régulière qu'il s'agit.

active est nécessaire. On peut invoquer, pour parler un langage moins finaliste : une action particulièrement intense de la cause inconnue qui provoque les phénomènes de division cellulaire. C'est ainsi qu'on observe très fréquemment chez *Hyla*, *Bufo*, *Rana*, *Bombinator*, des divisions multipolaires régulières, au début de la formation des cystes de gonies secondaires. Dans ce cas, on ne peut vraiment considérer ces divisions comme anormales dans leur essence, elles représentent plusieurs divisions condensées en une seule.

Quelle que soit la cause inconnue qui a produit une excitation si intense du centre cellulaire dans le cas du mitose pluripolaire, on ne peut considérer ce phénomène comme dégénératif, au moins dans le cas de mitose régulière. C'est une anomalie par asynchronisme des phénomènes normaux de la vie cellulaire. La possibilité de cet asynchronisme montre que les phénomènes de division du centre cellulaire d'une part, et d'évolution des chromosomes d'autre part, sont indépendants. Ils sont habituellement simultanés, mais de nombreux exemples, celui-ci entre autres, témoignent que cette simultanéité n'est pas nécessaire.

Les phénomènes cinétiques de la division pluripolaire sont d'ailleurs les mêmes que ceux de la division bipolaire et éclairent ces derniers. Au début, les chromosomes sont repoussés vers le centre de la cellule en même temps qu'ils sont repoussés par tous les pôles existants. Ils prennent à la métaphase la position que commandent toutes ces répulsions (fig. 32, 43). Il est à remarquer que, dans une mitose régulière, l'action des pôles est sensiblement égale comme cela s'observe dans la mitose normale. Dans la mitose irrégulière, l'action des pôles est inégale. C'est même de cela surtout que provient l'irrégularité. On voit, à la métaphase, des pôles dont l'influence répulsive est plus faible, ce sont sans doute ceux-là, qui, à l'anaphase, auront aussi une influence attractive plus faible aussi.

Les chromosomes se divisent dans cette zone centrale où ils sont refoulés à la métaphase et bientôt sont attirés par les pôles, d'autant plus activement qu'ils étaient plus activement repoussés l'instant d'avant : ainsi les pôles de faible influence ne reçoivent souvent qu'un ou deux chromosomes. Les mitoses pluripolaires irrégulières partagent donc les chromosomes très inégalement.

Le nombre des chromosomes prophasiques ne m'a pas paru différer dans certains cas du nombre normal de l'espèce, même pour des prophases correspondant selon toute probablité à des mitoses pluripolaires régulières. Dans d'autres cas, il m'a paru plus grand. En tous cas, il y

a des mitoses quadripolaires où il n'y a pas le double du nombre normal de chromosomes.

On observe souvent de légères variations dans la forme des chromosomes, mais ces variations se retrouvent dans les cinèses normales, elles sont cependant plus marquées dans les mitoses multipolaires.

A la télophase d'une mitose pluripolaire, régulière ou non, on observe donc plusieurs groupes de chromosomes dont la plupart, sinon tous, sont constitués par un nombre de chromosomes inférieur au nombre normal de l'espèce. J'ai pu m'en assurer chez les espèces à chromosomes peu nombreux (*Rana esculenta*). Les produits de ces divisions anormales ne dégénèrent pas toujours. Pendant les poussées de préspermatogénèse annuelle, ils donnent certainement lieu à des produits destinés à dégénérer, mais au moment du début de la spermatogénèse, les mitoses multipolaires égales (chez *Rana*, *Hyla Bufo*) ou inégales (chez *Bombinator*), donnent lieu certainement à des produits évolutifs, puisque, dès ce moment, on n'observe plus de dégénérescence. Les cellules issues de ces mitoses pluripolaires ne se distinguent plus des autres par la suite.

Le cloisonnement donne le plus souvent trois ou quatre cellules séparées, rarement plus (1). Quand la mitose se fait avec 6 ou 8 pôles et qu'elle est très inégale, il se trouve que deux masses nucléaires sont enfermées dans la même cellule. La plus petite des deux dégénère fréquemment comme dégénèrent les petits noyaux émis par amitose, et la plus grosse se développe normalement. Il est possible aussi que les deux masses se fusionnent quelquefois. En peu de temps, les noyaux inégaux et anormaux issus des mitoses multipolaires reprennent une taille et un aspect normaux, et bientôt on ne distingue plus les cellules issues de ces cinèses anormales et inégales de celles qui proviennent des mitoses normales. Les phénomènes de croissance cellulaire à l'état de repos suffisent à compenser l'inégalité des cellules, surtout lorsque celles-ci sont de petite taille. Les cellules anormalement grandes semblent subir l'évolution oviforme avec une prédilection marquée. Chez le *Bombinator*, ces cellules restent souvent anormalement grandes et continuent à évoluer avec leur taille énorme, donnant lieu aux spermatocytes géants étudiés par Broman (1902). Le même phénomène s'observe aussi, mais plus rarement, chez les autres espèces.

(1) Ceci montre aussi qu'il y a indépendance relative entre les phénomènes de cloisonnement et ceux de mitose.

Division karyomitotique

J'ai observé dans des spermatogonies géantes de *Bombinator*, de curieuses figures de division par étirement du noyau avec formation de filaments dans la région du noyau qui s'étire (fig. XLII et XLIII). Ces divisions s'observent dans des spermatogonies géantes dont la structure nucléaire rappelle celle des cellules oviformes. A la suite de ces étirements, il se forme un véritable *zellkoppel* avec corps intermédiaire, lorsque cet étirement est suivi de plasmodiérèse.

FIG. XLII. Gonie I géante de *Bombinator*. Etirement du noyau centrosome avec plusieurs groupes de centrioles.

J'emploierais le mot de résidu fusorial si l'origine de ce *zellkoppel* n'était pas certainement nucléaire.

Je n'ai pas encore pu sérier avec certitude les stades de cette curieuse division dont je me propose de faire une étude spéciale. On ne peut l'appeler amitose, puisque cette expression implique l'absence de formations filamenteuses et qu'il y a ici un véritable fuseau filamenteux télophasique. On ne peut non plus la rattacher à la karyokinèse, car je suis certain que, dans beaucoup de cas, il ne se forme rien qui ressemble à des chromosomes.

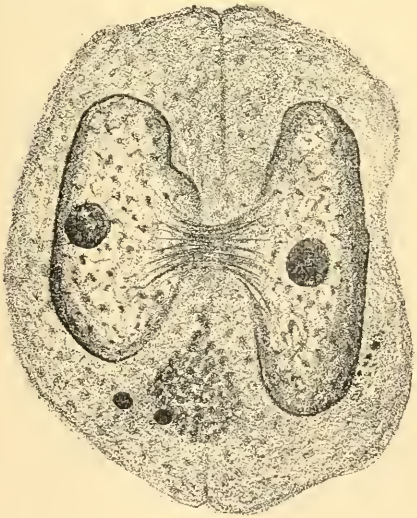


FIG. XLIII. 7/1 Division karyomitotique d'une gonie I (anormale) de *Bombinator*. Filament d'étirement dans le noyau. Cf. fig. XLII.

Je propose le terme de division karyomitotique pour indiquer que les filaments sont d'origine nucléaire.

Il y a quelquefois formation de chromosomes très imparfaits et dont l'existence est très éphémère au début de cette division, mais il n'y a pas rupture du noyau.

Je pense qu'un certain nombre des images de Broman dans les spermatocytes, se rapportent à des divisions de ce genre qu'on observe aussi dans les spermatocytes. La sériation qu'indique Broman me paraît un peu artificielle, mais je ne suis pas en mesure de lui en substituer une autre avec quelque sécurité. Je me contenterai de donner quelques images.

QUATRIÈME PARTIE

Les cellules sexuelles mâles : spermatogonies de second ordre et spermatocytes

LES SPERMATOGONIES SECONDAIRES

Caractères et Cytologie

Les mitoses des gonies primitives donnent habituellement lieu à deux gonies primitives, semblables aux cellules mères, et les cellules folliculeuses les séparent aussitôt après la télophase. C'est la division qu'on peut appeler simplement multiplicative (fig. XLIV).

Dans d'autres conditions, au début de la spermatogénèse, certaines gonies primitives subissent une division qui ne diffère de la précédente par aucun caractère essentiel, mais après laquelle les gonies filles ne sont pas séparées et restent enveloppées dans un même cyste de cellules folliculeuses, ce sont des spermatogonies de deuxième ordre.

Cette division, suivie de cette disposition, prépare l'évolution spermatogène des gonies. Dès que les cellules restent groupées en un même cyste, formant des cumuli, ainsi que dit BERTACCHINI (1896), il ne leur est plus permis qu'une seule évolution : l'évolution spermatogène. Elles doivent se transformer en spermatozoïdes ou dégénérer, et nous verrons que cette dégénérescence est toujours brutale et n'indique pas, comme celle des gonies I, la possibilité d'autres évolutions.

On ne distingue généralement en rien la mitose spermatogène de la mitose de simple multiplication. Cependant, la rotation télophasique ne paraît guère dépasser 90° dans le premier cas, alors qu'elle est d'environ 180° dans le second. Cette différence n'est d'ailleurs pas constante. Il n'y a qu'un phénomène différentiel certain, c'est que les cellules folliculeuses ne séparent pas les cellules filles comme d'habitude après la télophase (fig. XLV).

Ce phénomène est fondamental et les conséquences qu'il comporte

sont des plus importantes. Les gonies secondaires sont en contact bien moins étroit avec les cellules du cyste, avec les cellules nutritives que les gonies primitives. La conséquence de cette disposition est que les phénomènes de nutrition, d'élaboration d'enclaves paraissent devoir y être bien moins marqués ; ils le sont, en effet, constamment.

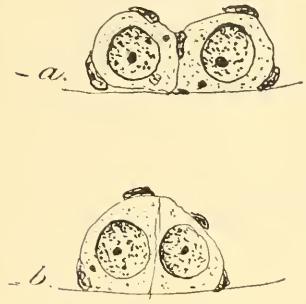


Fig. XLIV. Comparaison entre la division multiplicatrice *a* et spermatogène *b*, des gonies I (schématique).

Il n'est pas rare, au moment du début de la grande poussée spermatogénétique, de voir les gonies primitives se diviser par des mitoses multipolaires régulières qui donnent lieu à quatre spermatogonies secondaires par exemple. On voit quelquefois, chez les Anoures surtout, la multiplication des gonies se faire avec une telle rapidité que les mitoses se suivent sans cloisonnement du cytoplasme et sans intervalle de repos, conformément au phénomène bien connu chez les végétaux (fig. XLVI).

Les spermatogonies secondaires diffèrent d'aspect suivant qu'on

Fig. XLV. Gonies I et spermatogonies II. *A*, chez *Bombinator* ; *B*, chez *Bufo* au début de la spermatogénèse. (Les autres éléments n'ont pas été représentés). *C*, cellules des cystes.

les considère au moment où il y a seulement deux cellules dans un même cyste (fig. XLVIII *a*), ou bien au moment où il y en a plusieurs (fig. XLVIII *b*). Ces différences sont de même ordre chez toutes les espèces, on peut les

résumer en ceci : Le noyau devient de moins en moins polymorphe. Il est constamment arrondi chez les espèces à noyau très peu lobé : *Rana esculenta, Alytes* (fig. XLVII), *Rana temporaria*. Chez les autres espèces, il s'arrondit peu à peu : ainsi chez le Triton, au stade 4 ou 6 cellules, il est encore bilobé ou réniforme. Au stade 10, 12 cellules, il est complètement arrondi. Chez *Bombinator* (fig. XLVIII), *Bufo, Hyla,* il est encore remarquablement compliqué au début et s'arrondit d'autant plus vite que la forme du noyau des gonies primitives est moins compliquée dans l'espèce considérée (fig. LXV).

La structure du noyau ne présente pas de caractères essentielle-

FIG. XLVI. Mitoses successives sans cloisonnement pour la formation des cystes de spermatogonies II chez *Hyla*.

ment différents de celle du noyau des gonies primitives. Généralement la chromatine s'y présente sous forme de blocs assez gros. C'est que les noyaux de ces gonies n'ont pour ainsi dire jamais le temps de revenir à l'état de repos, à cause de la succession rapide des mitoses. On y trouve très souvent des chromosomes incomplètement résolus. Il faut remarquer aussi qu'on trouve le plus souvent trois ou quatre nucléoles ou davantage, que ces nucléoles sont en voie de division constante. Cela est sans doute dû aussi à la rapidité de la division de ces cellules et je pense que ce fait doit être rapproché du phénomène de division multiple du nucléole avant la mitose.

On n'observe pas non plus de phénomènes d'expulsion de nucléoles si fréquents dans les gonies I, ni de canalicules nucléaires. Cependant on trouve souvent des encoches plus ou moins profondes dans les noyaux

en couronne, dans les espèces dont les gonies I sont très polymorphes et seulement dans les spermatogonies II du début (6-8 cellules par cyste). Ces images ont été abondamment figurées par Meves (1897), je n'y insiste pas.

Chez les Urodèles, on peut cependant trouver quelquefois dans les premières spermatogonies II, des caractères de gonies I. On rencontre assez souvent le phénomène d'expulsion du nucléole et il n'est pas rare de trouver des groupements mitochondriaux qui rappellent ce qu'on peut observer dans les gonies I. C'est dû, je pense, à ce que les gonies étant en général en rapport plus intime avec le tissu conjonctif que

Fig. XLVII. Spermatogonies II chez *Alytes*. *py*, corps pyrénoïde double ; *c*, chromosome accessoire ; *n*, nucléole.

chez les Anoures, les phénomènes d'ordre nutritif se manifestent encore alors qu'il y a 6-8 cellules dans le cyste, tandis que chez ces derniers, le cyste est déjà très peu nourri à ce moment. Les phénomènes de mitose sont de même souvent moins actifs chez les Urodèles que chez les Anoures.

Le cytoplasme des gonies secondaires diffère notablement de celui des gonies primitives. On n'y trouve plus de grosses mitochondries granuleuses, de chondrioplastes, sauf dans les premières spermatogonies secondaires des Urodèles qui se rapprochent ainsi des spermatogonies primitives, comme nous l'avons dit déjà. Les mitochondries granuleuses deviennent de moins en moins nombreuses à mesure que le nombre des gonies du cyste augmente et les chondriocontes deviennent

de plus en plus longs, si bien qu'en peu de temps, le chondriome a complètement changé d'aspect (fig. 150).

Le cytoplasme se réduit de volume à mesure que se produisent ces phénomènes, et son importance relative diminue plus rapidement chez les Anoures que chez les Urodèles, toujours à cause de ce fait que les phénomènes de nature sécrétoire persistent un temps assez long dans les spermatogonies des Urodèles et qu'ils disparaissent plus vite chez les Anoures.

Les corps pyrénoïdes qui sont nombreux dans le cytoplasme des gonies I, nombreux aussi dans les gonies II des Urodèles au début, deviennent de plus en plus rares. Dans les cystes à nombreuses cellules,

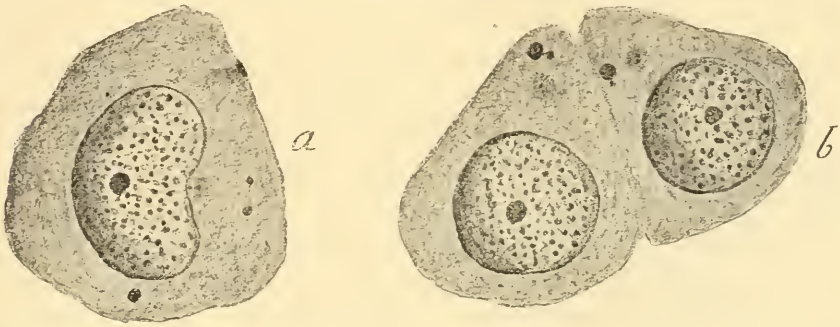


FIG. XLVIII (*bis.*) Spermatagonies II de *Bombinator*. *a*, 4 cellules par cyste ; *b*, 15-20 cellules par cyste. Arrondissement progressif du noyau.

il n'y en a généralement qu'un seul formé souvent de deux sphérules inégales réunies par un pont de substance.

La sphère est facilement visible, elle est moins fréquemment entourée d'irradiations que dans les gonies primitives, et seulement vers la prophase. Elle occupe toujours le centre de la plus grande masse de cytoplasme. Comme MEVES (1897), FLEMMING (1888), MAC GRÉGOR (1899), l'ont abondamment figuré, on observe couramment un ligament intercellulaire et divers résidus fusoriaux. Souvent, la sphère est constituée de deux parties séparées par un système de canalicules comme cela se voit dans les spermatocytes, et comme cela a été figuré par RAWITZ (1895).

MEVES (1897), indique que l'été la sphère est petite, que l'hiver, la sphère est grosse dans les « Kleine Spermatogonien ». Je n'ai pas observé cela. Il est vrai que l'hiver on note une condensation des mitochondries autour de la sphère, plus nette qu'en été.

L'action de la sphère sur les organites du cytoplasme est moindre que dans les gonies primitives. On ne trouve plus de corps mitochondriaux compacts, ni les figures en halos, anneaux concentriques, on voit seulement que les organites du cytoplasme sont un peu plus condensés autour de la sphère attractive. Ainsi que DUESBERG l'a vu chez *Triton cristatus*, on observe souvent un certain nombre de filaments mitochondriaux accolés au centrosome, puis autour d'eux une zone claire où se trouvent des canalicules, puis une zone plus externe où les mitochondries sont plus condensées (fig. 150).

Les mitochondries appliquées contre la sphère sont-elles superposables aux « Centralkapseln » décrits par HEIDENHAIN ? ou bien ces Centralkapseln sont-elles dues à une imprégnation des canaux de la deuxième zone ? Enfin, sont-ce des formations différentes ? C'est une question que je ne puis résoudre. La méthode de GOLGI colore quelque chose qui ressemble beaucoup aux Centralkapseln, mais je n'ai pas eu avec cette méthode des images suffisantes pour pouvoir affirmer si le réseau de GOLGI se superpose aux mitochondries, ou aux canalicules, ou s'il représente une formation spéciale.

Les grains colorables à l'osmium existent constamment. Ils sont de taille plus petite et plus égale que dans les gonies I. Les spermatogonies de IIe ordre sont presque toujours reliées par un ligament intercellulaire comme cela a été vu par tous les auteurs qui s'en sont occupés. Chez les Urodèles, les spermatogonies secondaires se groupent en une sphère creuse le long des parois du cyste et laissent vide le centre du cyste. Elles constituent alors une sorte d'épithélium cubique et les ligaments intercellulaires se continuent fréquemment d'une cellule à l'autre avec une grande régularité ainsi que l'ont figuré nombre d'auteurs. Lorsqu'on colore par la Brésiline, on voit que, vers le centre vide, la lame élastique présente un épaisissement analogue aux Kittleisten. Lorsque les cystes grossissent, des cellules du cyste s'introduisent à l'intérieur, le cloisonnant en poches secondaires. A ce moment, les spermatogonies II ont en général un noyau rond et ne présentent plus de phénomènes glandulaires. (fig. XVI)

Chez les Anoures, les spermatogonies II constituent des groupes ou masses plus denses et sont disposées irrégulièrement, en un nodule compact. Un fait remarquable dans l'évolution des spermatogonies secondaires, c'est qu'à partir du moment où deux de ces cellules sont réunies dans un même cyste, leur évolution est exactement synchrone jusqu'à

la transformation en spermatozoïdes ; elles sont toujours toutes au même stade et se divisent en même temps. Ce synchronisme m'a paru encore plus net chez les Anoures que chez les Urodèles. Chez ces derniers, on observe souvent un certain retard d'un cyste secondaire ou deux sur les autres groupes du même cyste principal. Mais l'évolution de chaque cyste secondaire est exactement simultanée. Chez certains Anoures, le synchronisme est tout à fait rigoureux.

Division des spermatogonies de deuxième ordre

Cette division a fait l'objet de nombreuses études et je n'ai rien à ajouter à ce qui a été dit sur ce sujet. Je me contenterai de renvoyer au travail de Meves (**1897**), à ceux de Jannsens (**1901-1909**). Je me contenterai de comparer la mitose des gonies II à celle des gonies I.

La division des spermatogonies II ne diffère par aucun caractère essentiel de celle des gonies I. Cependant, quelques phénomènes y sont mieux perceptibles : la contribution des nucléoles à la formation du filament nucléaire est ici très facile à observer, surtout lorsque le noyau est arrondi ; le nucléole se divise un grand nombre de fois, un peu avant la prophase. Il faut, bien entendu, s'adresser à des préparations colorées de telle sorte qu'on puisse différencier la chromatine des nucléoles.

Fig. XLVIII. Comparaison entre la mitose des gonies I et celle des spermatogonies II de *Rana esculenta* (métaphase).

Les chromosomes sont fréquemment plus courts que dans la division des gonies primitives de la même espèce, et d'autant plus courts que les gonies sont plus nombreuses dans un même cyste, l'aspect des figures de mitose est aussi plus identique à lui-même. Le fuseau est généralement moins large et moins lâche (fig. XLVIII). Les spermatogonies II des Anoures se divisent fréquemment avec une très grande rapidité, bien plus vite que chez les Urodèles. C'est dans ces cas qu'on voit des mitoses se succéder

sans cloisonnement ou les cellules se diviser par mitoses pluripolaires. Ces mitoses ne diffèrent guère de celles des gonies primitives, ni, en général, de toutes les mitoses somatiques.

Étant donnée la simultanéité des mitoses dans un même cyste de spermatogonies II, et l'absence fréquente de cloisonnement, il est souvent possible d'observer l'influence d'une mitose sur les mitoses voisines. Cette influence varie : pendant la métaphase, les centres exercent une influence répulsive sur les chromosomes des cellules voisines, pendant l'anaphase, ils exercent, au contraire, une influence attractive ainsi que l'a observé Henneguy (1888), ce qui est en parfaite harmonie avec la manière dont j'ai expliqué ou plutôt exposé les phénomènes de la mitose.

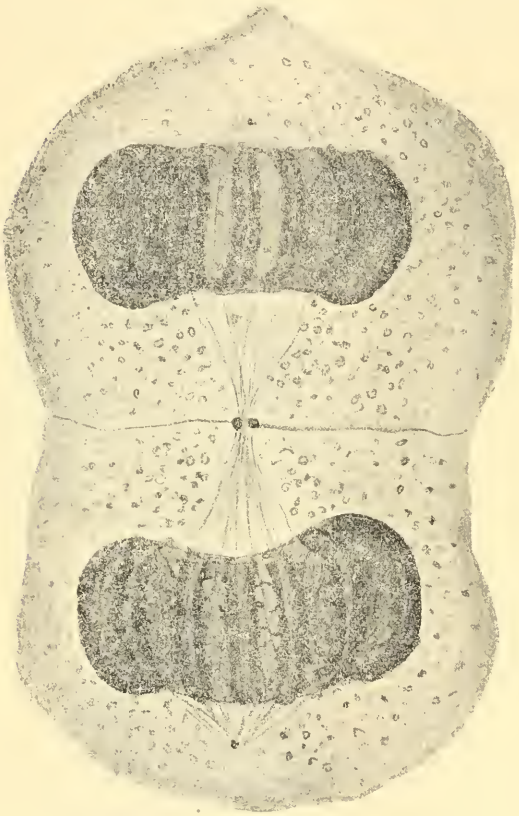


Fig. xlix. Télophase d'une mitose des spermatogonies II chez *Axolotl*. Fissuration télophasique des chromosomes.

A la fin de l'anaphase ou à la télophase, le corps pyrénoïde se divise sur le côté du fuseau et les deux moitiés passent chacune dans les deux cellules filles, cela explique la persistance de ce corps dans des éléments où il n'y a plus de figures d'expulsion de nucléoles, ni d'amitoses inégales comme dans les gonies primitives. Cette division du corps pyrénoïde ne s'observe pas constamment dans les gonies I, ainsi que je l'ai signalé, elle est de règle dans les spermatogonies de deuxième ordre.

La torsion du filament chromatique et des chromosomes s'observe comme dans les gonies I. Je n'ai pas observé comme Dehorne une duplicité constante du filament chromatique, mais j'ai remarqué fréquem-

ment la fissuration télophasique des chromosomes. La fissuration s'observe souvent dès la fin de l'anaphase, toujours plus tard que dans les spermatocytes, mais plus tôt que dans les spermatogonies I où on l'observe aussi assez souvent (fig. XLIX).

RÉSUMÉ

En somme, les spermatogonies de deuxième ordre diffèrent des gonies primitives par deux points essentiels : les phénomènes d'élaboration y sont peu ou pas marqués et finissent par disparaître. Leur division est en même temps bien plus active. Il est intéressant de rapprocher ces deux caractères. Le fait que leur noyau s'arrondit de plus en plus est dû en partie, mais en partie seulement, à la disparition des processus d'élaboration. Il est dû aussi, pour une part, à ce que les noyaux ne revenant jamais au repos, il y a toujours une certaine tension intranucléaire comparable à la tension prophasique.

D'autre part, on note dans les spermatogonies secondaires l'apparition de dispositions caractéristiques des spermatocytes : noyau arrondi (pro parte), aspect du chondriome, corps chromatoïde unique qui se divise et ne se transforme plus, raccourcissement des chromosomes, division télophasique des chromosomes. On peut dire que *les gonies primitives sont des cellules indifférentes* (Cf. HERMANN), *tandis que les spermatogonies II sont des préspermatocytes.*

Dégénérescence des gonies II

L'évolution oviforme ne semble pas se produire dans les spermatogonies de deuxième ordre. Il est possible cependant qu'elle se produise pour les gonies secondaires du début chez les Urodèles. Ces cellules ont d'ailleurs, nous l'avons dit, bien des caractères de gonies primitives. En général, la dégénérescence des gonies secondaires est brutale : pycnose ou cytolyse. Elle rappelle tout à fait la dégénérescence des spermatocytes.

Cette dégénérescence ne s'observe guère qu'au cours de la préspermatogénèse et au début des poussées préspermatogenétiques annuelles.

LES SPERMATOCYTES DE Ier ORDRE

Je nommerai spermatocytes (1) avec la plupart des auteurs, les cellules dans lesquelles ont commencé les phénomènes nucléaires de si

(1) Le terme d'autocyte (BOLLES LEE) ne me paraît pas heureux, car l'accroissement de ces éléments est très variable et le plus souvent nul.

longue durée qui aboutissent à la première mitose de maturation.

Sériation des stades. — Les auteurs qui ont étudié jusqu'ici les spermatocytes des Batraciens ont sérié les stades en se basant sur ce que, chez les Urodèles, et surtout chez certains Urodèles (*Batracoseps*), les stades divers se succèdent assez régulièrement d'une extrémité du testicule à l'autre (Jannsens **1903**). Cette régularité quelquefois frappante, même chez les Tritons, n'est pas rigoureusement constante. D'ailleurs, cette manière de classer les stades n'est pas applicable aux Anoures où tous les cystes sont mêlés. Chez les Anoures, on a donc sérié les stades par comparaison avec les Urodèles (Jannsens **1909**).

Chez certains Anoures (*Rana temporaria*), on peut obtenir une sériation dans le temps : les stades divers se succèdent parce que tous les éléments de la spermatogénèse évoluent en même temps. Cette sériation ne peut être très serrée.

J'ai utilisé alors la méthode suivante : on observe que chez la plupart des Batraciens, l'évolution d'un même cyste est synchrone. Ce synchronisme est assez exact par exemple, pour que toutes les cellules entrent en mitose en même temps, mais on trouve parfois une très légère avance de quelques cellules sur les autres; ainsi quelquefois on observera que quelques cellules sont au stade d'aster, alors que les autres en sont à l'anaphase. Ce retard ou cette avance sont toujours de très minime importance et représentent un laps de temps très court. En un mot, on ne trouve dans le même cyste que des stades qui se succèdent immédiatement. On peut, en se basant sur ce fait, obtenir une sériation certaine, même pour les Anoures, sans se baser sur la comparaison avec les Urodèles. D'ailleurs, les deux méthodes de sériation concordent, comme nous allons voir.

A un certain moment de leur évolution, les spermatogonies de deuxième ordre cessent de se multiplier et deviennent des spermatocytes. Les cystes dont les spermatogonies se transforment en spermatocytes, tantôt sont énormes, comprenant de nombreuses cellules, tantôt très petits ne comprenant pas plus de quatre à six cellules. On observe que, pendant les poussées préspermatogénétiques, les cystes de gonies se transforment en spermatocytes sans que les spermatogonies se multiplient beaucoup. Au contraire, au début de la spermatogénèse vraie, les cystes de gonies secondaires deviennent très gros et comprennent un grand nombre de cellules.

Pendant la spermatogénèse, les nouvelles poussées de gonies II

sont moins importantes et ces cellules se transforment très vite en spermatocytes. Ces différences sont bien sensibles chez les Anoures, mais sont appréciables aussi chez les Urodèles. A quoi sont-elles dues ? C'est une question fort intéressante que je n'ai pu parfaitement résoudre. Il est certain, en tous cas, que les spermatogonies de deuxième ordre ne sont pas destinées à devenir des spermatocytes à un moment déterminé de leur évolution. La transformation spermatocytaire paraît être dûe à des causes extrinsèques qui agissent à un moment variable de l'évolution du cyste. Il m'a semblé que la transformation en spermatocytes était moins précoce dans les cystes qui gardent des relations étendues avec les éléments nourriciers. C'est sans doute pour cette raison que cette transformation n'apparaît chez les Urodèles que dans des cystes à cellules très nombreuses, tandis que chez les Anoures, elle est bien moins tardive. Il semble donc que l'une de ses causes doive être recherchée dans la diminution de l'apport des substances nutritives. Ce n'est d'ailleurs pas la cause unique, car il ne faut pas oublier que des modifications analogues s'observent dans les ovocytes et que ces derniers sont dans des conditions de nutrition tout opposées.

Repos et Prophase. — Le phénomène essentiel de l'évolution des spermatocytes : la réduction de moitié du nombre des chromosomes a été l'objet de tant de travaux qu'il ne reste presque plus rien à dire sur cette question. Les Batraciens, en particulier, surtout les Urodèles, ont servi aux études de Flemming (1887), Meves (1896), Eisen (1899), Mac Grégor (1899) Jannsens (1901), etc., Montgommery (1902), A. et K. Schreiner (1905), et il semble que tout ait été dit sur les spermatocytes de ces animaux.

Cependant, les opinions les plus divergentes ont été émises au sujet de phénomènes nucléaires essentiels. C'est pourquoi, bien que je n'aie guère de faits nouveaux à signaler, je ne puis résister à la tentation de donner mon opinion dans une discussion que j'ai suivie avec intérêt.

Il faut noter tout d'abord que les phénomènes nucléaires observés dans les spermatocytes sont d'une remarquable similitude chez les diverses espèces. On sait, du reste, que cette similitude s'étend non seulement à tout le règne animal, mais aussi aux végétaux. Chez les Batraciens. elle est très étroite en ce qui concerne les phénomènes nucléaires, et on peut dire qu'ils sont exactement les mêmes partout ; au contraire, le cytoplasme diffère un peu d'une espèce à l'autre.

Un grand nombre d'auteurs, à la suite de von Winiwarter (1900

ont insisté sur les phénomènes nucléaires de la prophase hétérotypique; chez les Batraciens (JANNSENS (1901), A. et K. SCHREINER (1905) les ont étudiés avec beaucoup de détail.

Le premier fait certain, c'est que cette prophase est particulièrement longue. Elle est surtout longue quand on y comprend, comme JANNSENS, les stades que MEVES appelle stades de repos. JANNSENS n'exagère pas lorsqu'il dit qu'elle peut durer des semaines et même des mois. Bien que toujours lente, l'évolution des spermatocytes dure un temps très variable, non seulement suivant les individus, mais aussi suivant qu'on envisage les poussées préspermatogénétiques (où elle est plus rapide) et la spermatogénèse vraie (où elle est plus lente).

Les différences de durée portent surtout sur les stades de repos (ou leptotène) et amphitène.

JANNSENS (1903), chez *Batracoseps*, a obtenu une sériation des stades que je considère comme très exacte et que j'ai pu vérifier maintes fois par la méthode que j'ai indiquée. Voici, résumés très brièvement, les phénomènes essentiels de cette évolution.

Il apparaît dans le noyau un filament très fin (stade leptotène). Ce filament s'oriente en un bouquet (stade du bouquet leptotène). Puis, à un stade dit amphitène, on observe vers un pôle du noyau un filament épais (tandis que dans le reste du noyau, le filament est encore mince). Bientôt, on a un bouquet constitué d'un filament entièrement épais (stade pachytène). Le bouquet pachytène se dédouble alors, chaque filament devenant double par fissuration longitudinale : c'est le stade diplotène. Les filaments se tordent ensuite de diverses manières en se raccourcissant (stade strepsinéma), et on observe bientôt des anneaux, des croix et diverses figures constituées par des chromosomes groupés deux par deux.

VON WINIWARTER et à sa suite KING (1907) décrivent un stade *synapsis* (vers le stade leptotène). Je n'ai pas compris ce stade dans la classification, parce qu'avec MEVES (1908), JANNSENS (1901), etc., je le crois artificiel. Je reviendrai plus tard sur ce sujet.

La sériation de ces stades est exacte, et je puis la confirmer entièrement. Mais les images qu'on observe à chaque stade méritent d'être examinées et critiquées attentivement comme toutes les images nucléaires.

A un stade qui n'est encore, pour ainsi dire, que la fin de la télophase des dernières divisions spermatogoniales, on observe que la chromatine se résout en blocs irréguliers, estompés sur les bords (fig. 111, 142, 210, 250). Les granulations chromatiques se séparent et peut-être se dissolvent

entièrement. En tous cas, on arrive bientôt à un stade où le noyau est d'une remarquable homogénéité. On n'y voit que quelques nucléoles, généralement petits et nombreux et une masse fondamentale qui paraît homogène ou qui se précipite en petits grains, régulièrement disposés (fig. 251, 112), ou en un fin réseau (fig. 150), selon la fixation.

Le synapsis. — C'est à partir de ce moment que le noyau devient particulièrement fragile et que, pour peu que la fixation ne soit pas excellente, on observe les images de synapsis. Il faut remarquer que c'est au stade de synapsis où on ne voit rien que beaucoup d'auteurs ont admis que se passaient les phénomènes essentiels.

On admet généralement qu'il se forme dès ce moment un filament fin et continu, et de fait, on observe souvent des images de filament plus ou moins régulier, lorsqu'on a obtenu des synapsis, ce qu'il est très difficile d'éviter.

Je pense avec Benda (1898), Jannsens (1901), Meves (1908), Duesberg (1908), Bolles-Lee (1908), etc., que l'image de synapsis est un pur artifice de préparation. Aucun des auteurs anciens n'en parle : Flemming (1887), Hermann (1889-1891), Vom Rath (1893), Meves (1896), Drüner (1894), Eisen (1899). Jannsens (1901) a bien montré qu'il était artificiel. Cependant, un certain nombre d'auteurs récents admettent la réalité de cette image : Arnold (1909), King (1907), Max Morse (1909). Miss Sargant (1897), Berghs (1904), Vedjkovsky (1911), l'ont observé à frais.

Fig. L. Centrotaxis et synapsis chez *Rana esculenta*. (Comparer avec la fig. 253).

J'ai cherché à répéter les observations de ces derniers auteurs, et j'ai observé aussi des synapsis à frais, ce qui ne m'a nullement convaincu de la réalité de leur existence. On ne voit pas, en effet, de synapsis si l'on fait rapidement, à basse température, une préparation de glande génitale par simple écrasement, mais on le voit assez régulièrement lorsqu'on dissocie les éléments dans l'eau salée ou lorsqu'on laisse quelques minutes la préparation à une température de 10-15°. Or, il est bien certain que les conditions qu'on a réalisées dans une telle manipulation, ne sont

pas des meilleures pour la conservation des éléments. On observe, en effet, que le synapsis se produit dans les pièces un peu grosses, à moins d'un millimètre de la surface (fig. L). Or, un liquide fixateur un peu pénétrant met peu de temps pour atteindre cette profondeur. Si on voit les éléments s'altérer dans ce court laps de temps, alors qu'ils gardent leurs rapports, il n'est pas étonnant d'observer la même altération lorsqu'on les a dilacérés, triturés, agités à l'air et plongés dans un liquide qu'on qualifie fort aventureusement de physiologique (1).

D'ailleurs, si le synapsis était naturel, il faudrait expliquer pourquoi il n'existe pas toujours et comment, par certaines fixations, ou sur le bord des pièces, il se refuse à apparaître. Il est bien certain que c'est un pur artifice de préparation. La fragilité du noyau au stade leptotène (synapsis), la facilité avec laquelle on y produit des structures irréelles, jettent un doute grave sur la réalité des images qu'on y observe. Souvent, on voit le noyau homogène (fig. LIV), d'autres fois, on y voit un réseau (fig. 112), dans lequel on ne peut, sans arbitraire, découper un filament. D'autres fois encore, on voit de petits grains qui ne paraissent nullement sériés dans la majeure partie du noyau (fig. 251. 252). D'autres fois enfin, on voit un filament du côté de la sphère, mais toujours, ce filament est plus ou moins soudé en un réseau du côté opposé et présente des anastomoses latérales.

Parmi toutes ces images, je pense que la plus réelle est celle où l'on trouve un aspect homogène. Les plus intéressantes, quoique sans doute artificielles, sont celles de grains et de réseau, et ce sont elles surtout que j'ai figurées (fig. 112, 210, 252). Je n'ai d'ailleurs pas l'intention de me servir de ces images pour établir que les chromosomes se fusionnent ou se conjuguent dans un sens quelconque. Je remarquerai seulement qu'on observe alors un phénomène remarquable : l'influence de la sphère se fait sentir fortement à l'intérieur du noyau.

On voit, en effet, que les grains du noyau ou le réseau s'orientent radiairement vers le centrosome, au moins dans la partie du noyau qui est tournée vers le centre cellulaire (fig. 112, 211, 252). Ces images ont été comparées à un bouquet : c'est le stade du bouquet leptotène. L'orienta-

(1) En général, je ferai aux observations à l'état frais, dont j'ai d'ailleurs beaucoup usé moi-même, cette critique qu'on ne s'adresse pas à des éléments vivants, mais à des éléments moribonds qu'on a souvent pris soin d'empoisonner en outre avec des colorants qu'on nomme avantageusement vitaux parce qu'ils sont un peu moins toxiques que les autres. Je suis loin de nier l'intérêt des recherches par ces méthodes qui sont extrêmement instructives, mais il ne faut pas avoir une foi aveugle en la réalité de toutes les images qu'on observe. Elles méritent d'être critiquées avec soin, au moins autant que les images des coupes.

tion des filaments ou grains vers la sphère est d'autant plus nette que la fixation est moins bonne. Avec les fixations homogènes, et sur le bord extrême des pièces, elle n'est pas sensible ou n'est sensible qu'aux environs immédiats de la sphère. Je ne pense donc pas que cette orientation préexiste complètement; elle est de même ordre que les irradiations de certaines sphères à l'état de repos. Le seul intérêt de ces images est qu'elles témoignent que cette action se fait sentir dans le noyau au repos. C'est bien vers la sphère que se dirigent les filaments ainsi que le montre la comparaison de spermatocytes où le centre cellulaire est plus ou moins éloigné du noyau (fig. L et 100).

Ce centrotaxis a été signalé par plusieurs auteurs (1), WINIWARTER et SAINTMONT (**1909**), JANNSENS (**1905**), VAN MOLLÉ (**1900**), SCHŒNFELD (**1901**), MAX MORSE (**1909**). Il mérite qu'on s'y attarde. C'est peut-être le seul phénomène certain qu'on puisse signaler dans ces noyaux, et il est assez singulier, au moins par l'intensité de l'action du centrosome, car on voit ailleurs une orientation des chromosomes vers le centre cellulaire, mais toujours moins nette (champ polaire de RABL).

Y a-t-il alors réellement un filament fin, continu, analogue au filament de la prophase et plus mince ? Y a-t-il, en réalité, un stade leptotène ? Je n'en suis pas sûr du tout. Au début, on observe que la chromatine se dissout et le suc nucléaire devient très colorable, ou bien se coagule en un réseau à mailles plus serrées que d'habitude (fig. 250, 210, 112, LIII, LV). Ce phénomène est de toute netteté et a frappé la plupart des auteurs. JANNSENS qui, cependant, défend l'individualité des chromosomes, trouve qu'on a l'impression d'une dissolution de la chromatine.

Dans les images de synapsis, on voit des filaments nets vers la sphère attractive. Ces filaments, ainsi que l'indique JANNSENS, sont souvent soudés à la membrane nucléaire. Ils font partie d'un ensemble si tourmenté qu'on peut douter de leur authenticité. Sur les préparations où il n'y a pas contraction nucléaire, on observe nettement un réseau au pôle distal du noyau (par rapport à la sphère) (fig. 112, 210), et ce réseau persiste au stade que JANNSENS appelle amphitène (fig. LIII), c'est-à-dire au début de la formation du filament prophasique épais (fig. 113, 212, 253). On observe souvent, dès le stade leptotène, la duplicité du filament signalé par JANNSENS (**1905**), par DEHORNE (**1911**). On

(1) REGAUD (**1909**), DUESBERG nient l'influence de la sphère. Je l'ai cependant observée chez le rat et le chat. SCHREINER l'a observée aussi, JANNSENS (**1901**) niait aussi cette influence, il paraît être revenu sur cette opinion (**1909**).

voit même des filaments triples, mais toutes ces images ne m'inspirent pas grande confiance.

Il y a des espèces : (*Rana esculenta, Bufo,*) ou l'on voit quelquefois, au stade synaptisable un filament plus gros et plus net que chez les autres (Urodèles, par exemple) (fig. 131), mais ces images de filaments varient avec les réactifs. Les espèces où l'on voit les filaments leptotènes les mieux individualisés sont celles où il est le plus facile de produire le synapsis. On peut dire que la netteté des filaments leptotènes est en proportion de la netteté du synapsis. Cela n'est pas pour engager à les considérer comme quelque chose de réel.

L'influence de la sphère attractive ne paraît pas se faire sentir dès le début de l'évolution des spermatocytes, mais elle va persister presque jusqu'à la fin.

Formation du filament. — On observe bientôt qu'un filament

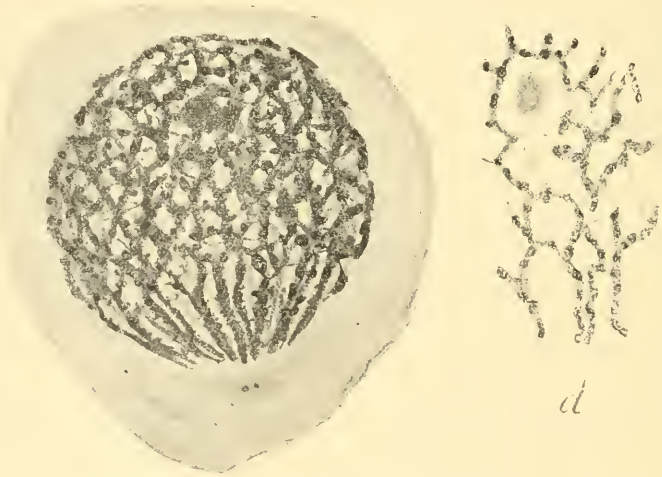


Fig. LI. Spermatocyte I de l'*Axolotl*. Stade dit amphitène et détail de la structure du noyau *d*.

épais apparaît d'abord du côté du centre cellulaire (fig. 113, 212, 253). A ce moment, on le voit se continuer vers le pôle distal par des séries de grains ou par un réseau fin. On le voit souvent se bifurquer en deux ou trois séries de grains ou en deux ou trois filaments fins (fig. LIII). Ces images sont d'ailleurs très rares. A ce stade, je n'ai jamais vu de filament fin parfaitement individualisé au pôle distal. On y voit, selon la fixation, un réseau (fig. LIII*a*), ou des grains, ou une substance homogène. On a, d'ailleurs, la sensation que ces grains, ce réseau, cette substance, s'ar-

rangent en série pour former les chromosomes épais. C'est, en somme, le stade amphitène de JANNSENS, le fameux stade de la conjugaison des chromosomes. On observe souvent, en effet, que le filament du pôle proximal se continue avec deux travées du réseau (fig. 114, 212), mais il arrive aussi qu'il se continue avec trois travées.

Les nucléoles semblent aussi participer à la formation du filament. Ils ont été signalés par EISEN (1899), JANNSENS (1901, 1905) qui les nomment chromoplastes. Ils sont remarquables par leur irrégularité. Ils sont généralement plus nombreux au début des transformations nucléaires qu'à la fin. Ils ne sont pas constitués de chromatine; ils se colorent d'une manière spéciale. Ce sont des nucléoles comme tous les autres; on peut même souvent y constater les deux parties différemment colorables. Il est à remarquer qu'ils deviennent de moins en moins colorables à mesure que l'évolution avance.

FIG. LII. Aspect singulier du centrosome avec une fixation homogène chez *Alytes*. Spermatocyte *I*.

Le filament prophasique qui s'est formé dans un noyau subissant l'action de la sphère est d'emblée orienté vers elle, et donne la figure qu'on a comparée à un bouquet. Dès le début, le filament ne paraît pas être segmenté (fig. 143, 144). A la fin, les chromosomes se sont le plus souvent individualisés. La plupart du temps, il se dispose de telle sorte que les chromosomes aient leurs extrémités libres tournées vers la sphère, mais cette disposition n'est pas rigoureusement constante (fig. 146). Le filament en question (filament prophasique vrai ou pachytène des auteurs) est plus mince au début de sa formation qu'à la fin (fig. 143 et 144, 131 et 132). Il s'y ajoute constamment quelque chose. Il est, ainsi qu'on l'a figuré maintes fois, bordé d'épines dont l'aspect et la disposition varient avec les réactifs fixateurs (fig. LVI) et qui ne paraissent représenter que des travées plus épaisses du réseau de coagulation. Au début de la formation du filament épais, le suc nucléaire est, en effet, encore assez riche en substances dissoutes, contrairement à ce qu'on observe dans les mitoses normales.

De bonne heure, le filament se dédouble par fissuration longitudinale (1). Ce dédoublement s'observe quelquefois, mais un temps très court,

(1) On observe quelquefois une duplicité du filament épais dès sa formation, mais il ne s'agit pas d'une fissuration véritable qui apparaît seulement lorsque le filament est complètement formé.

dans le filament encore orienté vers la sphère (fig. 145). Il semble que dès l'apparition de la fissuration longitudinale, l'action de la sphère cesse de se faire sentir et le filament double prend vite une disposition irrégulière (fig. 214, 255). Les deux moitiés du filament dédoublé restent le plus souvent au voisinage l'une de l'autre et commencent à se raccourcir en même temps qu'elles se tordent l'une autour de l'autre. L'enroulement d'un filament autour de l'autre paraît dû surtout à ce que les chromosomes se tordent sur eux-mêmes comme l'ont vu Häcker (1907), Heidenhain (1907), Bonnevie (1908).

Fig. LIII. Détail du réseau leptotène chez *Triton cristatus*.

Ainsi que l'a montré Della Valle (1912), cette torsion n'a rien de régulier, le sens de la torsion, le nombre de tours de spire varie. Je pense que cette torsion est due simplement à ce que le raccourcissement des chromosomes ne se fait pas également sur les divers points. On comprend aisément qu'un allongement ou raccourcissement inégal (cas bien connu des tiges de végétaux) détermine une forme hélicoïde. La torsion des chromosomes disparaît dès que le raccourcissement est terminé.

Les images de chromosomes enroulés l'un autour de l'autre, accouplés, qui paraissent avoir suggéré aux auteurs l'idée de conjugaison, parce qu'ils sont comme dit pittoresquement Della Valle (1912) « attorcigliati come serpenti in amore », s'expliquent bien simplement parce que les deux moitiés longitudinales se tordant souvent en des sens divers, s'entortillent, l'une autour de l'autre de toutes les manières (fig. 116, 117, 214, 215, 256, 257).

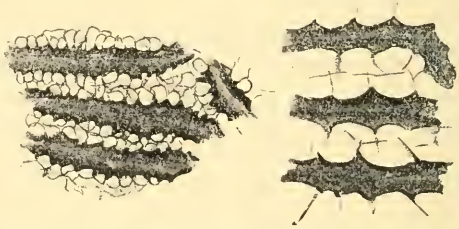


Fig. LIV et LV. Divers aspects des chromosomes pachytènes selon la fixation.

Le raccourcissement des chromosomes peut aller plus ou moins loin, suivant les espèces. Il aboutit, chez la Salamandre, à donner les formes bien connues en anneaux, en X, etc. (fig. 119, 141). Chez les Tritons, les chromosomes sont plus longs encore au moment de la mise au fuseau (fig. 129, 130, 138, 139), ainsi que l'a vu Jannsens (1901). Chez le *Bombinator*, ils sont, toutes proportions gardées, au moins aussi longs que chez

le Triton (fig. 147), tandis que chez les autres Anoures, le raccourcissement va la plupart du temps beaucoup plus loin (fig. 217 à 219, 135, 137). C'est chez les Grenouilles qu'il paraît être à son maximum : les chromosomes ont souvent atteint une forme parfaitement sphérique lors de la mise au fuseau (fig. 259, 260). Si l'on suit toutes les étapes du raccourcissement chez ces espèces, on voit que les chromosomes se disposent en dyades qui constituent des anneaux ou des X (fig. 257), puis des anneaux épais (fig. 258), puis des grains allongés et concaves dont la concavité se regarde (fig. 259), puis enfin des grains jumeaux parfaitement arrondis. C'est sous cette forme que les dyades se mettent au fuseau (fig. 261). Cependant il peut arriver que la mise au fuseau soit un peu plus précoce et que les chromosomes au fuseau aient encore en partie la forme de double haricot.

En somme, c'est dans le phénomène de raccourcissement des chromosomes qu'on observe les différences spécifiques les plus importantes.

Au stade où les chromosomes sont encore orientés, on voit au pôle distal du noyau un gros nucléole peu colorable (fig. 114, 211, 212, 254), qui persiste dans les noyaux à chromosomes entortillés (strepsinéma) (fig. 256, 215, 116) et ne semble disparaître que dans ceux où l'on trouve des anneaux ou des dyades de chromosomes courts. Du moins, il perd dans ces noyaux sa forme arrondie et ne se présente que comme une masse très irrégulière. La colorabilité de ce nucléole diminue constamment au cours de cette évolution ; en même temps, il paraît devenir visqueux, glutineux et se colle à tout ce qu'il touche. Dans les dyades de chromosomes courts, les chromosomes d'une même dyade sont réunis par une substance glutineuse analogue à celle de ce nucléole, elle semble d'abord réunir ensemble, par de minces ponts de substance, tous les chromosomes du noyau (fig. 100), puis les ponts de substance qui réunissent les deux chromosomes d'une même dyade deviennent prépondérants et semblent seuls persister.

Forme des chromosomes a la mise au fuseau. — Chez les Crapauds, la Rainette, l'Alytes, la mise au fuseau a lieu à un stade de raccourcissement un peu plus précoce que chez la grenouille, à un stade qui correspondrait à la figure 100 comme le montrent les figures 134, 135, 137, Les phénomènes sont d'ailleurs essentiellement les mêmes, et les chromosomes sont collés partout où ils se touchent par la même substance glutineuse.

On comprend aisément la cause de ces variations spécifiques du

raccourcissement des chromosomes. Ce n'est pas le phénomène chromatique qui varie : les chromosomes très visqueux tendent lentement vers la forme d'équilibre qui est la forme sphérique, et comme le fuseau de la mitose se forme plus ou moins tôt, les chromosomes se mettent au fuseau à un stade plus ou moins avancé de cette évolution, très tôt chez les Tritons, très tard chez les Grenouilles.

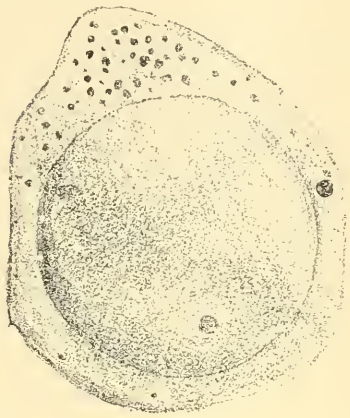


FIG. LVI. Grains colorés à l'iodure d'osmium chez *Salamandra maculosa*. Spermatocyte.

On observe d'ailleurs chez une même espèce des variations individuelles importantes que JANNSENS (**1909**) a signalées chez l'Alytes, et que j'ai vérifiées maintes fois chez toutes les espèces. On observe même que le raccourcissement va plus vite chez certains chromosomes alors qu'il va moins vite dans d'autres chromosomes du même noyau (fig. 259, 260, 216). Ceci a une certaine importance et peut expliquer bien des cas de chromosomes dits spéciaux.

LE CYTOPLASME. — Les phénomènes qui se passent dans le cytoplasme des spermatocytes ne sont pas d'un intérêt particulier. La sphère y est bien visible, sans irradiations, avec un aspect conforme aux descriptions de RAWITZ (**1895**) : centrosome entouré d'une zone claire et de résidus fusoriaux d'aspect variable (fig. 144, 145, 211, 212). Cette sphère est particulièrement visible chez *Bombinator*. Je ne lui ai jamais vu d'irradiations, sauf, bien entendu, à la prophase. Avec certaines fixations, elle est particulièrement grosse et homogène (fig. LIV).

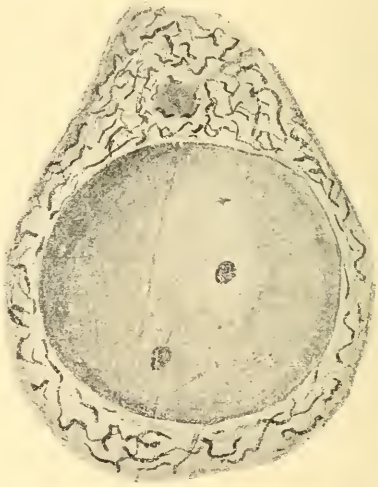


FIG. LVII. Mitochondries dans un spermatocyte de *Salamandre*.

Le corps chromatoïde est généralement unique (fig. 212, 113, 115, 253, 142 à 147) constitué presque constamment de deux parties de taille et de colorabilité inégales, réunies par un pont de substance. Il est situé

n'importe où, le plus souvent aux environs de la sphère. On voit quelquefois dans le cytoplasme quelques grains colorables dont je n'ai pu déterminer la nature. Les grains colorés par l'iodure d'osmium sont abondants, surtout autour du centrosome (fig. LVI).

Les mitochondries sont représentées par des chondriocontes plus longs encore que ceux des spermatogonies de deuxième ordre. Ces chondriocontes se groupent assez vaguement autour de la sphère, souvent en une double enveloppe (fig. 188 et LVII). Je pense que les plus internes appliquées directement contre la sphère correspondent aux centralkapseln que l'on a décrits.

Les canaux de HOLMGREN occupent une situation telle qu'ils correspondent à peu près exactement à la zone où les mitochondries sont relativement rares autour de la sphère. Peut-être une partie des centralkapseln décrits se superpose-t-elle aussi à ces canalicules ?

RÉSUMÉ

Si maintenant nous nous efforçons de résumer l'évolution des spermatocytes de manière à en fixer les traits essentiels, nous pourrons dire : La chromatine paraît au début être dissoute dans les noyaux des spermatocytes. L'influence de la sphère attractive se fait bientôt sentir dans le noyau et le filament de chromatine semble se former sous l'action de la sphère et apparaît en tous cas plus tôt du côté de la sphère qu'au pôle distal. Puis la fissuration longitudinale apparaît en même temps que les chromosomes se désorientent. Enfin, les chromosomes se raccourcissent en se tordant plus ou moins l'un autour de l'autre. Ce raccourcissement varie suivant les espèces.

Si l'on compare cette prophase aux prophases des mitoses somatiques, elle en diffère par sa grande durée, parce que l'action de la sphère se fait sentir nettement dans le noyau avant la disparition de la membrane nucléaire, parce que la substance nucléaire se condense plus lentement et peut-être autrement pour former les chromosomes, et parce qu'il ne s'y forme que moitié du nombre normal de chromosomes (si, du moins, on considère chaque dyade comme constituée des deux moitiés d'un même chromosome).

Le raccourcissement des chromosomes paraît être plus considérable que dans une mitose normale, simplement parce que cette prophase dure plus longtemps ; les variations de sa durée expliquent les variations de longueur des chromosomes.

La première mitose de réduction

Le fuseau. — Le fuseau de la première mitose des spermatocytes diffère habituellement beaucoup par son aspect du fuseau des gonies primitives. Cette différence est nette, surtout chez les Anoures, et il suffira de comparer les figures 261, 148, 135 aux figures 60, 23, 39, pour s'en rendre exactement compte.

Chez les Urodèles et aussi chez le *Bombinator*, le fuseau se forme comme celui des spermatogonies et comme cela a été décrit maintes fois depuis Hermann (1890) : La substance du centrosome s'étire entre les deux corpuscules centraux en un fuseau central qui grandit et devient le fuseau de la mitose ; le noyau est rejeté sur le côté et dès que la membrane nucléaire a disparu, les chromosomes viennent se mettre au fuseau par un mécanisme analogue à celui qui intervient dans une mitose normale (fig. LVIII).

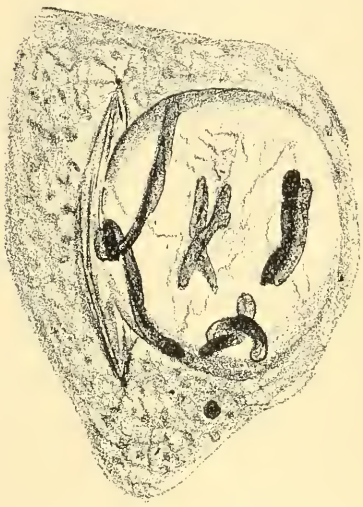


Fig. LVIII. Prophase de la première mitose réductrice chez *Triton cristatus*.

Au contraire, chez la plupart des Anoures, notamment chez les Grenouilles, il semble que le fuseau central primitif se rompe totalement, ou au moins, ne demeure représenté que par quelques fibres d'union (fig. 260). Les centres viennent se placer de part et d'autre du noyau, et, en somme, le phénomène se passe à peu près comme cela a été décrit par Prenant (1892), par Bouin (1900), chez les Myriapodes, c'est-à-dire que la charpente du noyau semble participer à la formation du fuseau définitif. On peut dire plutôt que la membrane nucléaire ayant disparu, tout ce qui se trouve entre les centres, aussi bien cytoplasme que noyau, s'oriente entre eux pour former un fuseau. Ces différences dans le mode de formation du fuseau entre des espèces d'ailleurs voisines, montrent tout d'abord que ces phénomènes n'ont pas une bien grande importance.

Les deux modes de formation du fuseau sont reliés (chez les Crapauds, Alytes) par toutes sortes d'intermédiaires et on ne peut les consi-

dérer comme des mécanismes divers, mais seulement comme des variétés d'un même mécanisme.

Il est à remarquer que le deuxième mécanisme (avec rupture plus ou moins complète du fuseau central) s'observe chez les espèces à chromosomes courts et semble être dû, comme la forme des chromosomes, à ce que les phénomènes prophasiques durent plus longtemps qu'ailleurs. Comme le noyau est alors très gonflé et occupe beaucoup de place dans le cytoplasme, le fuseau central est réduit bientôt à quelques fibres d'union qui semblent pouvoir manquer souvent (fig. 150).

Disposition métaphasique et anaphasique des chromosomes. — Un des phénomènes les plus remarquables de cette mitose est la manière dont les chromosomes se mettent au fuseau. Tandis que dans une mitose normale, les chromosomes se placent dans le plan équatorial du fuseau comme s'ils étaient repoussés par les deux centrosomes avons-nous dit, dans la mitose spermatocytaire, ils prennent une position qui n'est pas justiciable de la même explication (fig. 150).

Le fait le plus intéressant est que les deux chromosomes d'une dyade se disposent de telle sorte qu'ils regardent chacun un des pôles du fuseau. On comprend bien que si les chromosomes se disposaient dans le plan équatorial, comme ceux d'une mitose somatique, une dyade en anneau devrait se placer de telle sorte que le plan de l'anneau coïncide avec le plan équatorial. Or, elle se dispose perpendiculairement à ce plan. Il y aurait aussi toutes les chances pour que cet anneau ne se place pas de sorte que les chromosomes soient tournés chacun vers un pôle du fuseau. Or, ils sont presque toujours disposés de cette manière. Les dyades portent donc en elles-mêmes les raisons de leur orientation, par rapport aux pôles du fuseau, il y a une attraction qui oriente chaque moitié de la dyade vers chacun des pôles du fuseau.

Cette disposition des chromosomes peu nette dans le cas des chromosomes longs est très nette dans le cas des chromosomes arrondis (fig. 135, 261), le grand axe de la dyade a une direction exactement perpendiculaire à celle du grand axe des chromosomes dans une mitose somatique.

Les chromosomes longs, par exemple ceux du *Bombinator*, se comportent, comme on sait, d'une autre manière que dans une mitose somatique. Ce qui m'a le plus frappé parmi les faits, connus d'ailleurs, de leurs transformations pendant cette mitose, c'est qu'à la fin de la métaphase, ils ne commencent pas à se séparer par l'extrémité la plus éloignée du

fuseau, par les extrémités libres du V par exemple, mais par l'extrémité la plus proche du fuseau, par le sommet du V (fig. 120, 148, 150).

Les images d'anaphase présentent cette particularité que les chromosomes paraissent constamment plus visqueux ou plus adhérents l'un à l'autre que dans les mitoses normales. Je pense que cette adhérence est due à la substance visqueuse dont ils semblent abondamment englués depuis le stade strepsinéma. Lorsque la coloration est favorable, on voit cette substance s'étirer entre les extrémités libres des chromosomes d'une même dyade. Chez la Grenouille, on voit bien la substance visqueuse qui réunissait les chromosomes d'une dyade s'étirer en un filament épais, quelquefois un peu moniliforme (fig. 262).

L'un des phénomènes les plus intéressants de la première division de maturation est la division longitudinale des chromsoomes à l'anaphase (division anaphasique) qui se retrouve chez toutes les espèces. Chez les espèces à chromosomes longs, le phénomène se passe ainsi qu'il a été figuré par de nombreux auteurs : Flemming, Meves (**1895**), Jannsens (**1901**, etc.), Mac Grégor (**1899**, etc.) (fig. 129, 130, 138, 139, 119, 122).

Montgommery (**1900**), puis Jannsens (**1909**) ont observé que les chromosomes étaient reliés au pôle du fuseau par deux filaments (au lieu d'un seul dans les divisions somatiques). Je n'ai pas retrouvé ce phénomène régulièrement. On l'observe cependant dans certaines préparations ; il me paraît témoigner simplement de ce fait que les fibres du manteau ne sont, en grande partie, qu'un coagulum orienté sous l'influence des centres et qui s'appuie sur les corps plus solides qu'il rencontre. Lorsqu'il y a commencement de division des chromosomes, il y a bien des chances pour qu'il y ait deux de ces filaments.

Les chromosomes se fissurent longitudinalement souvent dès le début de l'anaphase, quelquefois, à la fin seulement. Le moment exact de cette division n'est pas nettement déterminé. Chez la Salamandre et les Tritons, on l'observe vers la fin de l'anaphase. Il semble que chez *Bombinator*, elle puisse avoir lieu dès la métaphase. Il est assez difficile de s'en rendre compte à cause du nombre considérable de chromosomes qui complique les images ; mais à suivre certaines mitoses, il semble que le nombre des chromosomes double dès la métaphase (fig. 150).

Chez les espèces à chromosomes courts : *Rana*, *Bufo*, la division se fait tantôt parrallèlement à l'axe du fuseau (fig. 263), tantôt dans le plan

perpendiculaire (fig. 265). Est-ce parce que le chromosome exécute une rotation de 90° sur lui-même ? ou bien le sens de la division est-il contingent parce que le chromosome est à peu près rond ? Je penche pour cette dernière manière de voir, et dans un chromosome sphérique, je ne m'efforcerai pas de chercher la longueur et la largeur, parce que je ne me reconnais pas le droit de supposer hétérogène une substance que je vois homogène.

La télophase ne présente aucun phénomène particulier, cependant chez les espèces à chromosomes courts et peu nombreux (Grenouille verte), on assiste quelquefois à une reconstitution du nucléole aux dépens d'une portion visqueuse, colorable d'une façon particulière, qui constitue le sommet des chromosomes (fig. 244). En général, les chromosomes courts sont coiffés d'une petite masse analogue : Crapaud, Rainette, Alytes (fig. 137, 140, 201).

Pendant la division, les mitochondries ne présentent pas de modifications particulièrement intéressantes, il faut noter cependant que. dispersées à la métaphase, elles se groupent assez nettement autour des pôles du fuseau vers l'anaphase et s'appliquent souvent contre le fuseau à la télophase.

On observe quelquefois, dès l'anaphase et même dès la métaphase, un dédoublement du corpuscule central avec dédoublement concomitant du pôle du fuseau (fig. 120, 219, 152) cf Hermann. Ce phénomène est cependant bien plus rare qu'à la deuxième mitose de maturation. Il paraît être dû à une division particulièrement précoce du corpuscule central en vue de la deuxième mitose ; il m'a paru, en effet, moins fréquent dans les préparations où l'on observe une période de repos intercinétique. Il n'est pas rare non plus de voir le centrosome relié à la périphérie de la cellule par un filament qui se termine sur un grain colorable ainsi que l'a figuré Meves (1896) (fig. 119). Il semble que ce filament représente un résidu fusorial.

Corps pyrénoide. — Il est difficile de suivre les transformations du corps pyrénoïde, pendant la mitose, chez les espèces où il est petit. Il semble d'ailleurs se comporter toujours de la même manière. Chez *Bombinator*, au contraire, la chose est facile, de même que chez *Alytes*. On le voit se diviser, soit à la prophase (fig. 148), soit à la métaphase (fig. 149) soit le plus souvent à l'anaphase, soit à la télophase (fig. 154). Il n'y a pas constance absolue dans le moment de sa division, mais le fait même de la division est constant chez toutes les espèces. Il semble se divi-

ser le plus souvent à l'anaphase, après les chromosomes, ou au début de la télophase. En tous cas, il se partage entre les deux spermatocytes II, car on le trouve constamment dans ces cellules.

Nous avons vu que le corps pyrénoïde est souvent constitué de deux sphères inégales réunies par un pont de substance (fig. 154). Il semble que l'appareil se divise quelquefois longitudinalement, mais d'habitude, les deux sphérules deviennent peu à peu égales, se séparent et reconstituent chacune une sphère plus petite.

LES SPERMATOCYTES DE IIe ORDRE

Intercinèse

La première division de maturation peut être ou ne pas être suivie d'un intervalle de repos intercinétique plus ou moins marqué. L'existence et la longueur de ce repos sont contingentes. Non seulement, on observe d'espèce à espèce des variations à cet égard, mais on voit aussi des variations individuelles. Il est probable que chez le même individu, la durée du repos intercinétique peut aussi varier suivant que c'est la première ou à la dernière poussée spermatogénétique qu'on envisage. Ainsi, chez la Grenouille verte où le repos spermatogénétique est généralement assez long, il peut chez certains sujets être aussi court qu'il l'est habituellement chez la Salamandre. En général, le temps de repos est plus court dans les poussées préspermatogénétiques, ce qui explique que les deux mitoses se succèdent plus vite au printemps qu'en été ainsi que l'a signalé Jannsens. Je ne pense pas que les constatations d'absence de repos intercinétique aient une très grande valeur. Ce stade, souvent très court, peut échapper.

De l'examen des diverses espèces, je tirerai une description commune. Les chromosomes se ressoudent à la télophase par leurs deux extrémités distale et proximale, et une nouvelle membrane nucléaire se reforme. Les chromosomes se dissolvent peu à peu dans le suc nucléaire comme à une télophase ordinaire, en même temps que le suc nucléaire devient plus colorable. Souvent (Salamandre, Triton), c'est avant la disparition complète des chromosomes qu'intervient la deuxième mitose qui utilise ainsi les chromosomes de la mitose précédente, déjà fissurés longitudinalement.

Prophase II

Mais dans d'autres cas, la désagrégation des chromosomes va jusqu'à la pulvérisation de la chromatine, en même temps que réapparaissent des nucléoles (fig. 155, 221, 207). (1) Cet état dure peu de temps, et bientôt on voit les nucléoles se diviser activement comme au début de la prophase I, puis apparaissent des filaments d'abord assez fins qui s'orientent quelquefois vers la sphère attractive (fig. 156, LIX), mais toujours moins nettement qu'à la prophase I. Ce filament n'est pas toujours fissuré longitudinalement dès son apparition ; il se fissure peu de temps après ; il est alors quelquefois assez long, et le plus souvent on y distingue une segmentation en chromosomes, mais cette segmentation n'est pas toujours apparente dans les stades de début.

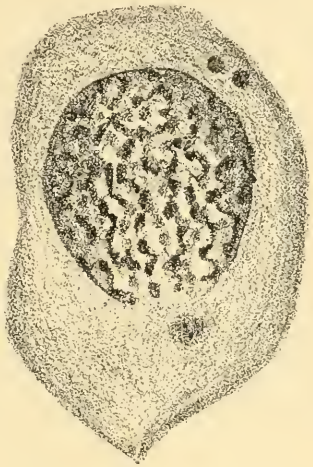


FIG. LIX. Spermatocyte II de *Bombinator*. Orientation de la structure chromatique comme à la prophase I.

Les chromosomes subissent un raccourcissement comme au stade diplotène de la prophase I et se raccourcissent quelquefois jusqu'à la forme de doubles grains (fig. 267, 268, 269, 270). En général, le raccourcissement est moindre (fig. 127, 270, 222) on peut dire qu'il est en proportion de celui des chromosomes I chez la même espèce ; ainsi : raccourcissement faible chez *Triton* (fig. LX), *Bombinator* (fig. 158), considérable chez les Grenouilles, Crapauds (fig. 270, 271). Donc, le noyau passe par les mêmes stades essentiels que dans la prophase I précédente ; mais tandis que dans la prophase I les stades se succèdent avec une remarquable lenteur et durent souvent plusieurs semaines, dans la prophase II, ils sont extrême-

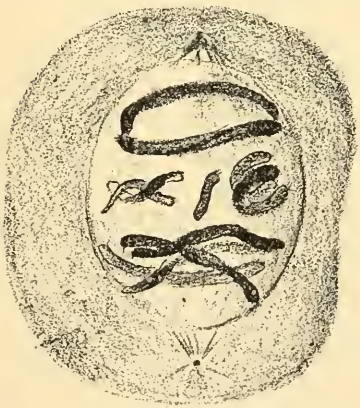


FIG. LX. Prophase de la deuxième mitose de maturation chez *Triton cristatus* (torsion des chromosomes.)

(1) Cf. VAN HOOF (1911), REGAUD (1919), AGAR (1910).

ment rapides et se succèdent en un espace de temps qui ne doit pas dépasser le temps nécessaire à l'accomplissement d'une mitose ordinaire. La conséquence de cette rapidité, c'est que les images correspondant à ces stades sont très rares sur les préparations et qu'il faut les chercher avec soin pour les rencontrer. Cette rareté contraste avec l'abondance des figures de la prophase I.

Les phénomènes prophasiques de la deuxième mitose ne sont donc pas essentiellement différents de ceux de la première, ils sont surtout plus rapides. Ils sont peut-être aussi contingents, car il ne faut pas oublier que la plupart des stades sont supprimés dans les cas où il n'y a pas repos intercinétique.

Mais il ne faut pas oublier non plus que l'observation de l'absence du repos intercinétique est une constatation négative, qui n'a peut-être pas une très grande valeur en présence de constatations positives inverses. En tous cas, le repos intercinétique et la prophase de la deuxième mitose ont une durée variable, mais toujours courte.

La deuxième mitose de maturation

Le fuseau de la deuxième mitose de maturation se forme comme celui de la première : les deux corpuscules centraux s'écartent laissant entre eux un fuseau central qui est très net chez la Salamandre, le Crapaud, le *Bombinator*, qui est moins net chez la Grenouille et paraît se rompre souvent comme le fuseau de la première mitose. Il se produira, dans ce cas, lors de la rupture du noyau une sorte de fuseau secondaire constitué en partie aux dépens des résidus de la substance intranucléaire.

Les chromosomes se mettent au fuseau comme dans le cas de la première mitose. Ils se comportent d'une manière un peu différente. Ce qui est le plus frappant, c'est le désordre habituel dans lequel on les trouve à la métaphase (fig. 128, 158). On peut dire que la métaphase n'existe pour ainsi dire pas, le plus souvent, en ce sens qu'on ne trouve guère un stade où les chromosomes sont disposés régulièrement à l'équateur du fuseau. Je pense que cela est dû à la grande rapidité de la deuxième mitose qui ne laisse pas, aux chromosomes, le temps de s'arranger.

Les figures anaphasiques diffèrent sensiblement de celles de la première mitose et se rapprochent de celles qu'on observe dans les mitoses somatiques. Ce qui est surtout remarquable, c'est que les chromosomes ne paraissent pas adhérer aussi intimement les uns aux autres que lors de

la première prophase. La substance visqueuse qui les englue semble être en bien moins grande quantité. L'adhérence moindre de ces chromosomes entre eux est connue depuis FLEMMING (1888), MEVES (1896), MAC GRÉGOR, etc.

A l'anaphase, les chromosomes restent habituellement entiers ainsi que l'ont figuré les auteurs, mais il n'est pas rare qu'ils se fissurent. Du moins observe-t-on souvent des figures où l'on voit des chromosomes groupés par deux comme à l'anaphase de la première division (fig. 159, 291). Ce phénomène se produit, semble-t-il, plus tardivement qu'à la première mitose, il est quelquefois plutôt télophasique qu'anaphasique, et il n'est pas rigoureusement constant. Il n'est, en tous cas, pas très rare.

On observe très souvent à la télophase de la deuxième mitose et même dès l'anaphase ou la métaphase, une division du corpuscule central au pôle du fuseau avec division du fuseau. Cette division est non plus l'exception, comme à la première mitose, mais la règle (fig. 160, 291, 308, 272) : chez la Grenouille, elle ne manque presque jamais. L'un des corpuscules provenant de cette division tend à devenir périphérique, l'autre tend à s'approcher du noyau, c'est du moins la seule explication des figures telles que la figure 275. HERMANN (1891), chez la Salamandre, JANNSENS (1909), chez *Alytes*, ont figuré des fuseaux à deux centrioles, mais on n'a pas suffisamment attiré l'attention sur des phénomènes tels que ceux qu'on observe dans les figures 272, 275. Je pense que cette division, et surtout la manière dont les pôles se séparent, est la préparation dès la deuxième mitose des phénomènes essentiels de l'évolution de la spermatide. J'insisterai plus loin sur la signification de ces phénomènes.

Le corps pyrénoïde se divise, le plus souvent, dès la prophase de la deuxième division et ses deux moitiés passent chacune dans une cellule fille. D'autres fois, il ne se divise qu'à l'anaphase, mais cela paraît plus rare que lors de la première division.

La division précoce ou tardive de ce corps mérite d'être rapprochée de la fissuration prophasique qui se produit plus ou moins dans les chromosomes. Il apparaît nettement que les phénomènes diérétiques qui sont habituellement concomitants, ne le sont pas obligatoirement.

Cette division du corps pyrénoïde est constante ainsi qu'il est aisé de le constater chez le *Bombinator*, et on trouve des corps pyrénoïdes dans toutes les spermatides.

Les mitochondries ne paraissent pas subir de modifications importantes au cours de la deuxième division de maturation. Elles restent filamenteuses.

VARIÉTÉS ET ANOMALIES DANS L'ÉVOLUTION DES SPERMATOCYTES

Variations de taille

Les spermatocytes ne sont pas toujours de même taille chez une même espèce. Dans un même testicule de *Bombinator*, la taille des spermatocytes de premier ordre varie du simple au double. Chez *Rana esculenta*, les variations sont encore plus considérables (fig. LXI) surtout si l'on compare les spermatocytes du début de la période de spermatogénèse et ceux de la fin. Ces différences de taille paraissent avoir peu d'importance pour l'évolution ultérieure de la cellule ; les cellules de taille différente peuvent aboutir à des spermatozoïdes normaux et peu ou pas différents. Remarquons aussi combien est identique l'aspect du noyau des spermatocytes de grande ou de petite taille. Il est certain que la condensation de la chromatine n'est pas plus grande dans les petits que dans les gros. Donc, la quantité de chromatine est essentiellement variable dans les spermatocytes d'une même espèce. Il suffit de ne pas avoir l'esprit prévenu pour s'en apercevoir aisément.

D'ailleurs, les spermatocytes de tailles diverses gardent leurs proportions, c'est-à-dire que tous les organites de la cellule ont toujours le même volume relatif chez une même espèce.

Ces variétés dans la taille des spermatocytes ne peuvent être considérées comme des anomalies, elles sont de règle chez les Batraciens, surtout chez les Anoures. On les observe également chez les Urodèles entre diverses poussées spermatogénétiques.

Les variétés dans la durée du repos intercinétique paraissent avoir aussi peu d'importance.

A côté de ces variations sans importance, il en est d'autres qu'on peut qualifier d'anomalies.

Dans ce cas sont les spermatocytes géants qu'on observe quelquefois chez les *Tritons* et surtout le *Bombinator*. On peut les rencontrer chez tous les Batraciens, mais chez le *Bombinator*, ils ne manquent pour ainsi dire jamais. Ils ont été signalés et bien étudiés par Broman (**1900**).

Ces spermatocytes n'ont pas une évolution différente de celle des spermatocytes normaux jusqu'à la première mitose. Ils proviennent, je crois, de spermatogonies qui ne se sont pas divisées autant que les autres. Pendant les divisions successives des spermatogonies de deuxième ordre, il arrive que les cellules situées au centre du cyste ne continuent pas à se mitoser comme les autres et restent ou deviennent remarquablement plus grosses que les autres. C'est ce qui explique que, le plus souvent, les spermatocytes géants occupent le centre d'un cyste de spermatocytes normaux. D'autres fois, ils semblent provenir de la multiplication d'une gonie primitive géante, ces spermatogonies se multiplient souvent par mitose pluripolaire irrégulière, et il arrive qu'un ou deux pôles étant voisins, attirent la plus grande partie de la masse chromatique, les autres en ayant une quantité à peu près normale. Ce mode précoce de formation intervient, je crois, rarement, car il est le plus souvent compensé par un accroissement moins rapide de la cellule plus grande.

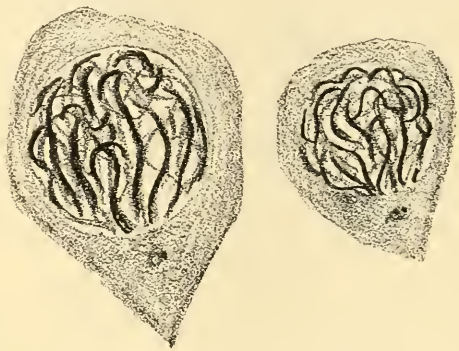


Fig. LXI. Différence de taille des spermatocytes chez *Rana esculenta*. (Ces deux spermatocytes ont été dessinés au même grossissement dans une même coupe.)

Enfin, chez les Grenouilles, on observe des spermatocytes géants provenant de l'évolution de spermatogonies de deuxième ordre d'apparence normale qui évoluent en spermatocytes alors qu'il n'y en a que deux ou quatre dans le même cyste, c'est-à-dire d'une façon particulièrement précoce. Ce mode de formation se rapproche du premier processus que j'ai signalé chez le *Bombinator*.

Mitoses multipolaires

Les spermatocytes géants se divisent par mitoses pluripolaires (Broman **1909**). Le nombre de chromosomes qui se forment à la prophase est certainement variable. Les mitoses qui partagent ces chromosomes sont non seulement pluripolaires, mais très inégales. On observe cependant quelquefois des mitoses bipolaires normales.

Les chromosomes des mitoses irrégulières se partagent en plusieurs groupes. Souvent lorsque deux ou trois pôles sont très voisins l'un de

l'autre, ils attirent à l'anaphase la presque totalité des chromosomes (fig. 98, 99 et LXII).

Il intervient, à la télophase, un cloisonnement souvent incomplet qui groupe quelquefois deux noyaux dans une même cellule et qui sépare des cellules très inégales. Ce cloisonnement attribue habituellement aux cellules séparées une portion de cytoplasme correspondant à la grosseur de leur noyau.

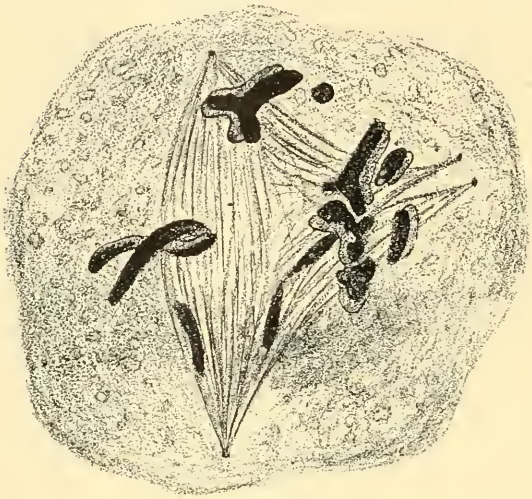


FIG. LXII. Mitose I multipolaire chez *Bombinator*. Division anaphasique des chromosomes.

Les spermatocytes de deuxième ordre géants qui peuvent ainsi provenir des mitoses multipolaires se divisent aussi par mitoses multipolaires, donnant lieu, entre autres produits, à des spermatides géantes.

Les divisions multipolaires donnent non seulement des cellules géantes, mais aussi des cellules de taille normale ou de taille anormalement petite. L'évolution ultérieure des cellules normales ne paraît pas différer de celle des spermatocytes normaux. Celle des cellules naines n'en diffère que parce que ces cellules subissent bientôt un accroissement compensateur qui les rapproche des cellules normales. Quelquefois, mais très rarement, elles dégénèrent.

Il est à remarquer que des spermatocytes II, provenant de spermatocytes I géants divisés par mitoses multipolaires et qui avaient à la télophase I une taille anormalement petite, se divisent à la deuxième cinèse selon le processus normal, bien qu'elles aient reçu à la télophase précédente un nombre anormalement petit de chromosomes, autant du moins qu'on peut suivre ces éléments. En tous cas, les éléments de taille normale qui proviennent des mitoses multipolaires évoluent comme les éléments normaux et ne s'en distinguent plus. D'ailleurs, les spermatocytes géants ne sont pas les seuls

FIG. LXIII. Mitose II anormale chez *Bombinator*.

à se diviser par mitose multipolaire ; le même fait s'observe quelquefois dans les spermatocytes d'apparence normale et dans le noyau desquels il s'est formé le nombre habituel de chromosomes. Cela est facile à constater chez la Grenouille verte où l'on peut facilement compter les chromosomes.

Il est fréquent, chez cette espèce, que les chromosomes des mitoses multipolaires n'aient pas une forme aussi nettement granulaire que dans les mitoses spermatocytaires normales, comme si le fuseau multipolaire se formait plus tôt que celui d'une mitose normale, avant que les chromosomes aient pu achever leur raccourcissement. Ces mitoses multipolaires des spermatocytes sont rares ou absentes pendant la spermatogénèse vraie, fréquentes pendant la préspermatogénèse.

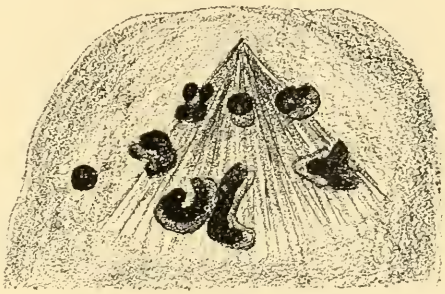


Fig. LXIV. Anaphase I chez *Bombinator*. Division anaphasique, mitose multipolaire.

Les mitoses multipolaires des spermatocytes s'accomplissent dans un parfait désordre et il n'est pas rare que les chromosomes jumeaux de la prophase ne soient pas séparés l'un de l'autre ; c'est du moins ce qui semble être dans des images telles que celle de la figure 98, où l'on voit deux chromosomes jumelés à l'anaphase. Il ne s'agit pas ici d'une scission anaphasique, car chacun des chromosomes commence à se diviser longitudinalement.

La division longitudinale anaphasique s'observe aussi bien dans les mitoses multipolaires que dans les mitoses normales (fig. LXI, LXIII).

La deuxième mitose de maturation est aussi quelquefois multipolaire, notamment chez *Bombinator* (fig. LXII), *Triton*. Elle a le même aspect que la première. On ne l'en distingue qu'à cause de la taille plus petite des cellules et parce que les éléments où on l'observe se trouvent situés dans des cystes de spermatocytes II en division. Les produits de cette division sont les uns normaux, et leur évolution ne paraît pas différer ultérieurement de celle des spermatides normales, les autres anormalement grands donnent lieu aux spermatozoïdes géants étudiés par Broman (1900). Les spermatides anormalement petites semblent évoluer en spermatozoïdes de taille normale : il se produit rapidement un accroissement compensateur.

Dégénérescence des spermatocytes

Les spermatocytes dégénèrent tous au moment des poussées préspermatogénétiques.

La même communauté de sort qui lie les spermatocytes d'un même cyste dans leur évolution les lie aussi dans la dégénérescence et le plus souvent, ils dégénèrent tous simultanément.

La dégénérescence des spermatocytes a été signalée, par FLEMMING (1885) et étudiée par HERMANN (1887). Cet auteur a vu qu'il s'agit surtout d'une sorte de chromatolyse, la chromatine devenant périphérique pendant qu'on trouve un gros nucléole central. DRÜNER (1894) croit que le corps central d'HERMANN est un parasite, MEVES (1896) ne le croit pas.

Cette dégénérescence qui frappe des cystes entiers s'observe même au cours de la spermatogénèse chez des animaux normaux tués aussitôt après leur capture. Elle s'observe peut-être avec plus de fréquence chez les animaux tenus dans une captivité étroite, mais ce n'est là qu'une question de degré, encore les différences sont-elles peu sensibles (1).

Enfin, la dégénérescence des spermatocytes est la règle dans les poussées préspermatogénétiques.

En outre de cette dégénérescence en masse, on observe chez certaines espèces une dégénérescence de détail qui frappe les spermatocytes situés au centre des cystes et qui probablement, sont mal nourris. Ce phénomène s'observe chez *Rana esculenta*, *Bufo*, *Alytes*, et contribue à la formation de la cavité centrale du cyste qu'on observe à partir du stade spermatocyte. Cette dégénérescence ne s'observe pas chez toutes les espèces ; chez *Bombinator*, au contraire, les cellules du centre du cyste deviennent souvent géantes ainsi que je l'ai signalé. Ainsi, des conditions à peu près analogues aboutissent à des résultats en apparence opposés.

La dégénérescence en masse des cystes peut se produire à divers stades de l'évolution des spermatocytes et de différentes façons; le plus souvent, c'est aux environs du stade leptotène que la chromatine se condense en un grumeau épais qui, souvent, présente de fines vacuoles comme les nucléoles et se colore comme eux. En même temps, le cytoplasme se charge d'enclaves dont un petit nombre sont constituées de

(1) J'appelle captivité étroite celle d'une grenouille maintenue dans une boîte où elle a peine à remuer, et pas nourrie. Une grenouille placée dans un petit cristallisoir où elle peut remuer à l'aise, et où on la nourrit, a une glande génitale semblable à celle de la grenouille normale.

graisse ; la plupart sont des vacuoles à contenu liquide : c'est en somme un phénomène comparable à celui du synapsis.

Dès ce moment, et aussi plus tard, vers le stade pachytène, on observe les images décrites par Hermann (1891), elles sont fréquentes, surtout chez les Urodèles.

Le cyste frappé de cette dégénérescence se résorbe assez vite chez les Urodèles; chez les Anoures, il tombe dans la lumière des tubes séminifères et s'y fond peu à peu dans le magma qui occupe le centre des tubes.

D'autres fois, ce sont les mitochondries qui deviennent très colorables (fig. 101), et se fondent en une masse commune. Le noyau se fragmente et le tout dégénère.

Un autre mode de dégénérescence frappe les spermatocytes au moment de la première mitose de réduction. Les chromosomes s'accolent en un grumeau, soit à la prophase, soit à la télophase. Cependant, le cytoplasme se dissout et disparaît en perdant ses contours et en devenant de plus en plus flou. Cette dégénérescence s'observe surtout chez les Anoures au moment de la préspermatogénèse annuelle, ou dans le repos interspermatogénétique (fig. 110).

Il est bien plus fréquent, nous l'avons dit, de trouver des mitoses pluripolaires en dehors de la spermatogénèse vraie. Ces mitoses ont alors un caractère dégénératif. Ce caractère ne leur est pas particulier, car, à la même époque, les mitoses normales dégénèrent également. Au contraire, au moment de la spermatogénèse, les mitoses pluripolaires aboutissent à des produits viables et qui évoluent jusqu'au spermatozoïde.

Les spermatocytes de deuxième ordre peuvent aussi dégénérer, mais cela est plus rare. En général, c'est lors des poussées préspermatogénétiques, pendant la prophase de la première cinèse ou à la première mitose que la dégénérescence se produit. Il semble que ce soit là une période critique de la vie des spermatocytes.

En somme, les anomalies des spermatocytes montrent que la quantité de chromatine peut y varier.

De l'étude des mitoses multipolaires (1) et des cellules qui en proviennent, il résulte qu'une cellule qui a reçu un nombre anormalement petit de chromosomes peut ensuite évoluer normalement, et se diviser avec le nombre de chromosomes habituel.

(1) J'ai dû l'abréger beaucoup pour qu'il n'y ait pas disproportion avec les autres chapitres. Cette étude a été faite surtout par Broman (1900). Je ne puis confirmer que partiellement ses résultats.

De la comparaison entre la dégénérescence des spermatocytes et celle des gonies, je tirerai cette notion que, tandis que la dégénérescence des gonies I est une véritable évolution anormale, celle des spermatocytes est caractérisée par une mort rapide et pour ainsi dire brutale de la cellule, et qu'on ne voit indiquée, dans ces éléments aucune autre possibilité d'évolution que l'évolution spermatogène.

CONSIDÉRATIONS THÉORIQUES DIVERSES

La réduction chromatique

LA RÉDUCTION QUALITATIVE ET NUMÉRIQUE

Depuis que Weismann (**1887**) a montré la nécessité théorique d'une division réductrice au cours de la formation des cellules sexuelles, presque tous les auteurs qui ont étudié la spermatogénèse et l'ovogénèse ont eu pour but principal de déterminer comment se faisait cette réduction.

Weismann admet une double réduction : numérique et qualitative, Il ne suffit pas que le nombre des chromosomes soit réduit de moitié. il faut qu'à un certain moment les chromosomes soient partagés autrement que ne le fait une mitose normale, de sorte que deux cellules reçoivent des particules chromatiques inéquivalentes au point de vue héréditaire.

Weismann pensait que la deuxième mitose de maturation était réductrice parce que les chromosomes, au lieu de se fissurer longitudinalement à la métaphase, se partageaient en deux groupes dont chacun passait dans une des cellules filles. Les chromosomes étant supposés inéquivalents l'un à l'autre, au point de vue héréditaire, le double problème de la réduction qualitative et numérique était ainsi résolu de la façon la plus simple. Malheureusement, les faits refusent de se conformer à cette explication, il a fallu en chercher une autre et des hypothèses diverses ont été émises sur la question de la réduction.

Si ces hypothèses ne sont pas toujours d'accord avec tous les faits observés, elles ont l'incontestable avantage du nombre et de la variété, (c'est, dit M. Bergeret, l'avantage que l'erreur a sur la vérité). Ces qualités ne sont pas pour en rendre l'exposé facile.

Dans son travail de 1907, Meves a résumé la plupart des théories de la réduction chromatique dans l'ordre chronologique, et en a pour

ainsi dire montré la genèse. Pour ne pas reprendre l'exposé de MEVES, je résumerai très brièvement les opinions principales d'une autre manière.

LE MÉCANISME DE LA RÉDUCTION QUALITATIVE.

Pour WEISMANN (1887) et par un procédé un peu différent, pour JANNSENS (1901-1905), GRÉGOIRE (1905), A. et K. SCHREINER (1906), et un grand nombre d'auteurs récents, elle se fait par le mécanisme que nous avons signalé : une des mitoses de réduction sépare des chromosomes différents et restés indépendants. C'est généralement à la première mitose qu'on attribue cette fonction (Voir GRÉGOIRE, 1905, où on trouvera un exposé complet de la théorie qui est d'ailleurs très habilement défendue).

Pour VOM RATH, RÜCKERT, HÄCKER, BOLLES-LEE, ANCEL et BOUIN, etc., la réduction qualitative s'opère par ce fait qu'une des mitoses de maturation coupe les chromosomes transversalement au lieu de les couper longitudinalement ou sépare des chromosomes différents soudés bout à bout. Comme WEISMANN admet que les chromosomes sont constitués de particules de diverses valeurs d'une extrémité à l'autre, on comprend que ces mécanismes puissent être invoqués. La section transversale, ou la séparation des chromosomes différents, peut d'ailleurs s'opérer à la première mitose (JANNSENS, GRÉGOIRE, KORSCHELT, MONTGOMMERY), ou à la deuxième (WEISMANN, VOM RATH, HÄCKER, etc.).

Enfin, WILCOX (1901) montre qu'il n'est pas nécessaire de trouver une division transversale pour que les ides soient séparées comme le veut WEISMANN. Il suffit de supposer que les ides sont très petits. Rien ne justifie l'opinion qu'il n'y en a qu'une seule série dans un chromosome.

MEVES (1907) qui n'admet pas l'individualité des chromosomes, montre dans un même esprit, qu'on peut partager les granules chromatiques inéquivalents, comme le réclame la théorie, sans qu'il soit nécessaire d'invoquer une section transversale des chromosomes, ni une séparation de chromosomes différents ; on n'observe, en fait, ni l'un ni l'autre de ces phénomènes. Pour donner une base matérielle à ses considérations, il invoque une image de chromosomes d'ALTMANN ; cette image, d'ailleurs, n'inspire nulle confiance.

En fait, FLEMMING (1887), MAC GRÉGOR (1899), MEVES (1896), JANNSENS (1901, etc.), A. et K. SCHREINER (1906), et la plupart des auteurs récents qui ont bien suivi l'évolution des chromosomes ont montré que

les deux divisions sont bien longitudinales. J'ai vérifié constamment l'existence de deux divisions longitudinales, lorsqu'il y a dans les chromosomes une longueur et une largeur, ce qui doit faire penser que la division a la même signification dans les chromosomes granulaires, si, toutefois, le sens de la division des chromosomes a une signification quelconque.

Ce qui me paraît à retenir dans l'explication de MEVES, c'est que le postulat de WEISMANN n'a pas besoin d'être expliqué par des mitoses particulières. On se demande même s'il est besoin de l'expliquer par des images histologiques quelconques, ainsi que MEVES s'est efforcé de le faire. Les *ides* de WEISMANN sont des entités métaphysiques qu'on a peut-être voulu à tort, superposer à des granules visibles et tangibles. Rien ne prouve que les *déterminants* soient d'ordre cytologique. Sans contester le moins du monde le fond de la théorie de WEISMANN, et l'intérêt de ses spéculations, on peut, sans d'ailleurs dépasser beaucoup l'explication de MEVES, la reléguer dans le domaine métahistologique.

En ce qui concerne les Batraciens, on n'observe aucun fait de division transversale des chromosomes, le seul mode de réduction qualitative qu'on puisse invoquer à bon droit (JANNSENS **1903**, A. et K. SCHREINER, **1905** *a*) serait la séparation de deux chromosomes différents. Il faut supposer alors avec les auteurs cités, que les anneaux chromatiques de la première prophase représentent deux chromosomes différents : toutes mes observations montrent au contraire que, comme le veulent FLEMMING (**1887**), MEVES (**1896**), ils représentent seulement un chromosome fissuré.

Je crois qu'il ne faut pas s'acharner à tirer des faits autre chose que ce qu'ils renferment. On n'observe rien qui soit en faveur d'une réduction qualitative et cela n'empêche pas les considérations théoriques de WEISMANN de garder leur valeur. Il ne peut y avoir contradiction entre les notions biologiques spéculatives et les observations cytologiques, parce que rien ne prouve que ces deux ordres de faits doivent nécessairement se rencontrer ou se superposer. C'est le côté cytologique seulement de la théorie de WEISMANN qui doit être écarté en ce qui concerne la réduction qualitative. Cette théorie a eu l'incontestable mérite de provoquer un grand nombre de travaux ; elle a eu, par contre, l'inconvénient de détourner l'attention des cytologistes de phénomènes plus intéressants sans doute que ceux qui président à la formation des chromosomes.

Si les nombreux auteurs qui ont étudié la spermatogénèse *pour savoir*

comment se fait la réduction, avaient commencé par rechercher, sans idée préconçue, quels sont les faits dominants et constants de la spermatogénèse, nous serions peut-être un peu plus avancés dans l'explication de phénomènes encore très obscurs. Cette étude impartiale des faits a été faite par un petit nombre de cytologistes seulement, notamment par quelques-uns de ceux qui se sont occupés des Batraciens ; aussi reste-t-il peu de faits positifs à ajouter à ceux qu'ils ont mis en évidence. Mais, par contre, on peut, en s'appuyant sur cette base solide, se rendre compte de ce qui est intéressant dans l'évolution des spermatocytes, de ce qu'il faudrait d'abord expliquer et ce n'est pas sans doute la formation des chromosomes.

LE MOMENT DE LA RÉDUCTION NUMÉRIQUE

Un fait demeure : il y a réduction du nombre des chromosomes. A la métaphase I, il n'y a constamment que moitié du nombre normal de chromosomes, ainsi qu'on peut s'en assurer chaque fois que la numération est possible.

Quand se fait cette réduction ? On a pu penser qu'elle s'opérait dès la dernière télophase goniale. MONTGOMMERY (**1900**), SUTTON (**1902**). Ce processus n'est généralement pas admis, il ne concorde pas avec les faits. Chez tous les Batraciens, la dernière télophase goniale ne diffère nullement des autres.

Il était bien plus tentant de placer la réduction numérique au stade de synapsis, de grumeau. En fait, c'est après le stade où le noyau est synaptisable, que le nombre des chromosomes apparaît réduit de moitié. D'ailleurs, à ce stade, l'image de synapsis, où l'on ne distingue pas grand'chose, permet d'imaginer et même de décrire les processus les plus divers. Indépendamment de la réalité de ces processus, on doit admettre que la réduction a lieu entre la télophase spermatogoniale et la fin de la prophase spermatocytaire, au moins si l'on considère les dyades comme représentant un seul chromosome (MEVES **1893**, et moi-même).

Si, au contraire, on considère les dyades comme représentant deux chromosomes, la réduction a lieu à la métaphase de la première mitose qui sépare les deux moitiés de la dyade. Le problème dépend donc d'abord de l'interprétation des dyades que je discuterai plus loin.

Si l'on accepte le principe de la dyade = un chromosome, il se peut encore que la réduction ait lieu au stade synapsis (MOORE **1906**), ou

leptotène (JANNSENS 1901-1905), ou au contraire, qu'elle ait lieu seulement comme le veulent MEVES, BRAUER (1893), au moment de la segmentation du filament en chromosomes. Les faits me font incliner vers la première manière de voir : Cette période que MEVES appelle période de repos est très particulière aux spermatocytes. Ses traits caractéristiques : chromatine dissoute, nucléoles épars, fragilité du noyau, ne se retrouvent guère ailleurs. Du moment qu'il y a un phénomène particulier aux spermatocytes : la réduction du nombre des chromosomes, il semble qu'on doive le situer au moment où l'on observe dans les spermatocytes des phénomènes cytologiques particuliers. Sans préjuger de la façon dont se fait la réduction numérique, et en prenant les choses d'un point de vue aussi large que possible, on a l'impression nette qu'il se passe pendant les stades, dessinés fig. 111, 143, 211, un remaniement de la chromatine.

LA MANIÈRE DONT SE FAIT LA RÉDUCTION NUMÉRIQUE.

C'est peut-être la question la plus discutée. On a admis d'abord qu'il y avait expulsion ou dissolution d'une partie de la chromatine (BOVERI, HERTWIG). Une telle expulsion ne s'observe généralement pas. L'observation de la réduction de moitié du nombre des chromosomes devait amener l'idée que les chromosomes des spermatocytes sont formés par la soudure de deux chromosomes spermatogoniaux. Cette idée a été défendue par de très nombreux auteurs, elle est à la base de plusieurs théories intéressantes que je ne puis exposer ici *in-extenso*.

CONJUGAISON BOUT A BOUT. — Elle a été défendue par MONTGOMMERY (1900), qui pense que les chromosomes du *Péripatus* s'accolent bout à bout à la télophase de la dernière mitose spermatogoniale. MONTGOMMERY appelle ce phénomène synapsis, prenant ce mot en un sens différent de celui qu'on lui donne habituellement. SUTTON (1902) admet aussi une conjugaison bout à bout (1). MONTGOMMERY (1903) admet chez les Batraciens une conjugaison bout à bout des chromosomes à la prophase de la première mitose de maturation. C'est, en somme, une explication théorique du fait observé par BRAUER (1892), que le filament prophasique ne se segmente qu'en $\frac{n}{2}$ chromosomes.

La théorie de MONTGOMMERY n'est pas conforme aux faits observés

(1) Voir les critiques de MEVES (1907 et 1908).

ainsi que l'ont montré MEVES (1907) et JANNSENS et DUMEZ (1908). Rien ne peut faire penser que les chromosomes de la première prophase représentent des chromosomes somatiques soudés bout à bout. La même idée a cependant été soutenue par de nombreux auteurs (FARMER et MOORE 1903 et 1905, MOORE et EMBLETON 1906). Ces derniers auteurs donnent une description d'après laquelle les chromosomes du Triton persistent après les divisions spermatogoniales et se réunissent bout à bout pendant le début de la prophase spermatocytaire. Les chromosomes de cette prophase ont donc la valeur de deux chromosomes soudés. Je n'ai rien observé de semblable, ni chez Triton, ni ailleurs.

La même idée est défendue par STEVENS (1903), chez *Sagitta ;* GROSS (1904 et 1906), chez *Syromastes* et *Pyrrhocoris* ; DUBLIN (1905), chez *Pedicellina* ; FOOT et STROBEL (1905), chez *Allobophora* ; MONTGOMMERY (1905), chez *Lycosa*, etc..

CONJUGAISON PARALLÈLE. — L'idée de la conjugaison parallèle des chromosomes avait déjà été émise par RÜCKERT (1892), FICK (1893), BORN (1893). Elle a été reprise par WINIWARTER (1900). WINIWARTER pense que les chromosomes se conjuguent longitudinalement pendant le stade synapsis. Cette idée a été développée par A. et K. SCHREINER (1904-1905), JANNSENS (1905). Cet auteur admet que le filament fin du stade leptotène est un filament prophasique formé de chromosomes réunis bout à bout. Au stade amphitène, ces chromosomes se soudent l'un à l'autre latéralement si bien que dans le filament prophasique pachytène, il y a une double série de chromosomes soudés longitudinalement. La fissuration prophasique, la séparation des moitiés provenant de cette fissuration au stade strepsinéma, n'est que la réapparition des deux chromosomes soudés au stade amphitène ; les deux moitiés de la dyade représentent donc deux chromosomes différents.

JANNSENS (1909) ayant observé chez l'Alytes que les chromosomes sont tous semblables deux à deux et différents les uns des autres, pense que de deux chromosomes semblables, l'un représente le chromosome paternel, l'autre le chromosome maternel. Ce sont ces chromosomes paternel et maternel qui se conjuguent aux stades amphitène et pachytène avant de se séparer définitivement au stade strepsinéma. La première mitose sépare donc des chromosomes différents, elle est réductrice au sens de WEISMANN. L'idée de JANNSENS a été aussi habilement défendue par GRÉGOIRE (1905), par SCHREINER (1906). Elle inspire les travaux de SCHOENFELD (1901), MARÉCHAL (1904), TRETJAKOFF (1904), BONNE-

vie (1905), Lerat (1905), Stevens (1906), Schreiner (1906), Van Mollé (1907), Berghs (1909), Van Hoof (1911).

Elle a été critiquée par Meves (1907) et a fait l'objet d'une longue discussion entre Meves et A. et K. Schreiner (1908). Je ne veux pas revenir sur cette discussion. Je partage à peu près exactement la manière de voir de Meves.

Il y a dans les spermatocytes un stade long où il n'y a pas de chromosomes, où les images que l'on observe dans le noyau sont d'une réalité douteuse sur laquelle on ne saurait baser quelque chose de précis. Il y a probablement un stade où toute la chromatine est dissoute. Toute l'argumentation de Jannsens, de Schreiner est basée sur l'hypothèse de l'individualité des chromosomes, et je ne vois pas que cette hypothèse puisse s'arranger avec les faits, notamment avec ceux que j'ai signalés dans les spermatogonies primitives. Les cas invoqués par Jannsens (1909) d'après Th. Martins Mano (1905), où les chromosomes persistent entre deux cinèses somatiques, comme aussi leur persistance habituelle entre les mitoses de maturation, ne sont nullement démonstratifs de la persistance générale et continue des chromosomes pendant le stade de repos. Les images de réseau dans lequel on découpe arbitrairement un filament chromatique ne peuvent servir de base solide à une discussion, il faudrait d'abord prouver qu'elles ne sont pas artificielles. Les faits observés par Jannsens (1909), chez *Alytes*, de différences entre les chromosomes seraient plus probants; malheureusement, on ne retrouve pas ces différences et tout porte à croire que la forme et la longueur des chromosomes sont dues aux hasards du raccourcissement prophasique.

La base la plus solide de la théorie est l'existence indiscutable du stade amphitène de Jannsens (fig. 114, 212). Il est loin d'être certain, pourtant, qu'il existe au stade amphitène un filament prophasique parfaitement individualisé. J'ai figuré intentionnellement des images où l'on voit dans le reste du noyau un réseau ou des granulations éparses. On voit bien aussi le filament épais du pôle proximal se continuer par deux ou trois séries de granulations ou de filaments. Je pense que le stade amphitène doit être interprété autrement que ne le font Jannsens et Schreiner. Je ne pense pas qu'au stade leptotène ou synapsis de Winiwarter, il y ait dans le noyau un filament bien différencié.

On voit, à vrai dire, des morceaux de filament aux extrémités du grumeau synaptique lorsqu'on a produit les images de synapsis sur la nature artificielle desquelles je ne reviendrai pas. Mais comme tout

prouve que l'image de synapsis ne correspond pas à la réalité, ou correspond à des phénomènes complexes, qu'il serait tout à fait téméraire de vouloir préciser, je ne pense pas qu'on ait le droit d'extraire de cette image fallacieuse les détails utiles à la théorie. Lorsque les cellules au même stade sont fixées de telle sorte qu'il n'y ait pas de synapsis, même léger, on n'y voit pas de filament individualisé. Je pense que des divers aspects du noyau à ce stade, il se dégage l'impression que la chromatine y est très probablement dissoute et complètement dissoute.

L'image amphitène est due sans doute à ce que le filament prophasique se forme d'abord au pôle proximal du noyau ou se raccourcit plus vite à ce pôle. Cette particularité est due peut-être à l'action de la sphère sur laquelle nous avons insisté.

Autres modes de réduction numérique. — Boveri (**1902**) et R. Hertwig pensent qu'il y a résorption d'une moitié des chromosomes. Cette résorption ne s'observe pas en fait bien que rien ne s'oppose à ce qu'on l'admette. Brauer (**1892**) et Meves (**1907**) admettent que le filament prophasique se segmente seulement en $\frac{n}{2}$ chromosomes. C'est la constatation d'un fait; mais que ces chromosomes doivent être considérés comme constitués avec des fragments de chromosomes spermatogoniaux on n'a aucune raison de le penser, si ce n'est l'idée de la permanence des chromosomes. Je pense qu'il faut se contenter de ce fait de la réduction de moitié du nombre des chromosomes, sans chercher à l'expliquer par des images cytologiques; ces images ne présentent pas, d'ailleurs, les garanties de réalité nécessaires à l'établissement d'une théorie un peu solide.

On a l'impression qu'il se passe pendant le début de la période dite d'accroissement un remaniement profond de la chromatine qui subit sans doute des modifications d'ordre chimique plutôt que d'ordre morphologique. Regaud (**1901**) signale chez le rat des modifications histochimiques de la chromatine qui n'aurait plus exactement les mêmes affinités colorantes. Bien qu'on puisse faire quelques réserves sur l'importance des réactions de colorabilité, l'observation de Regaud me paraît très intéressante, parce qu'elle vient s'ajouter à d'autres qui montrent que la chromatine des spermatocytes, pendant le stade dit leptotène, se conduit autrement que la chromatine des noyaux ordinaires, elle ne se coagule pas de la même façon, elle est facilement altérable, et quel que

soit le réactif, elle se présente avec un aspect autre que la chromatine d'un noyau ordinaire.

Je pense donc que le phénomène de la réduction numérique est dû à une modification de l'état physique ou chimique de la chromatine. Della Valle (**1912**) compare la formation des chromosomes à une cristallisation. Il est possible que la chromatine modifiée pendant le stade de repos (Meves), ou leptotène (Jannsens), ne cristallise plus de la même façon. Ce n'est là sans doute qu'une comparaison un peu grossière, mais elle est meilleure peut-être qu'une explication trop précise et morphologique à l'excès.

La conclusion que j'adopterai sera donc celle d'Henneguy : c'est qu'on a attribué beaucoup trop d'importance à la façon dont se fait la réduction du nombre des chromosomes. On se rend très bien compte que le désir d'expliquer cette réduction par des images cytologiques a entraîné la plupart des auteurs à attribuer de l'importance à des détails sans intérêt. Il est plus sage de se contenter simplement, du fait de la réduction, comme l'ont fait en somme Brauer (**1892**), Meves (**1896** et **1907**), Regaud (**1910**), en constatant seulement que le filament se segmente en $\frac{n}{2}$ chromosomes. On peut ajouter que le nombre des chromosomes apparaît réduit à la suite d'une période où la chromatine du noyau paraît se transformer beaucoup à tous points de vue.

LA RÉDUCTION QUANTITATIVE.

L'idée de la réduction de la quantité de chromatine au cours de l'évolution spermatocytaire a été soulevée par R. Hertwig. Elle est aussi la conséquence du procédé de réduction invoqué par Boveri.

Les deux cinèses se succédant rapidement sans accroissement intercinétique du noyau, la quantité de la chromatine serait réduite de moitié. L'idée séduit au premier abord par sa simplicité et parce qu'elle semble vérifiée par cette observation facile que la taille des noyaux des spermatides est plus petite que celle des spermatocytes I.

Cependant, l'importance de la réduction quantitative est contredite par de nombreux faits : chez une même espèce, la taille des noyaux spermatocytaires varie couramment du simple au double (fig. LXIV); par conséquent, il est peu probable que la quantité de chromatine signifie quelque chose. D'autre part, la succession des deux cinèses de maturation qui doivent assurer cette réduction est plus ou moins rapide. Le stade de

repos intercinétique est contingent, comme l'a vu JANNSENS (**1901**), et comme je l'ai vérifié maintes fois. La relation nucléo-cytoplasmique qui paraît avoir une grande importance, puisque le rapport du cytoplasme au noyau reste le même pour des noyaux de taille différente, autant du moins qu'on en peut juger, semble bien être la même dans les spermatides et dans les spermatocytes. La quantité de chromatine contenue dans la spermatide a certes de l'importance, mais cette substance est bien moins exactement dosée qu'on ne pourrait se figurer. Il se produit au cours des transformations de la spermatide une compensation d'accroissement telle que des spermatocytes de volume très différent aboutissent à des spermatozoïdes semblables.

SIGNIFICATION DES PHÉNOMÈNES DE LA PÉRIODE DE MATURATION.

Si, à l'inverse de ce qu'on a fait habituellement, on fait table rase des théories, et qu'on se demande, après examen des faits, ce que ces faits suggèrent, on est amené à y voir autre chose que ce qu'on a voulu y faire entrer de force.

A la nécessité d'*une* division réductrice invoquée par WEISMANN, l'observation répond par la constatation de *deux* divisions qui, pour présenter quelques différences sur lesquelles on a trop insisté, n'en sont pas moins très semblables l'une à l'autre, et très différentes des autres mitoses de l'organisme. Si, comme le veut, par exemple GRÉGOIRE (**1905**), la première mitose était essentiellement différente de la deuxième, l'une étant hétérotypique et l'autre homéotypique, on ne comprend plus ce que vient faire la deuxième. *Le premier devoir d'une théorie de la réduction est de tenir compte de l'existence de deux mitoses de réduction.* C'est ce qu'ont bien senti les auteurs qui ont admis que les deux mitoses sont réductionnelles.

Cette idée, défendue par WILCOX (**1895**), TOYAMA, a été reprise, sous une autre forme par JANNSENS (**1909**). dans sa théorie de chiasmatypie. Cette théorie, un peu compliquée, mais extrêmement ingénieuse, a surtout l'avantage d'utiliser les deux mitoses de maturation et d'expliquer l'existence de la tétraspore, ainsi que le fait justement remarquer son auteur. Cela suffit pour lui assurer toute ma sympathie. Elle a l'inconvénient de reposer sur un nombre assez respectable d'hypothèses : hypothèse de l'individualité des chromosomes, de l'inhomogénéité des chromosomes, de la conjugaison des chromosomes, qui ne lui donnent pas une base bien solide. Cela ne lui est d'ailleurs pas particulier.

Parmi les avantages que JANNSENS lui attribue, il en est d'un peu singuliers. « Elle donne une interprétation très simple du stade strepsinéma, qui reste une énigme et une superfétation sans elle. » Pourquoi est-il nécessaire d'admettre que le stade strepsinéma a une prédestination mystérieuse, alors qu'il s'explique si bien par des phénomènes simples à torsion et raccourcissement ? Si l'on cherche constamment à quoi les phénomènes sont destinés au lieu de chercher à les expliquer par des phénomènes connus plus simples, on trouvera toujours une explication, on en trouvera même plusieurs.

Je pense que, malgré les incontestables avantages de la théorie de la chiasmatypie, elle ne s'impose pas encore, et il ne faut pas se presser trop de l'adopter, et surtout d'appuyer sur elle des considérations nouvelles (1).

J'avais édifié autrefois entre autres hypothèses (2) une théorie qui ressemblait assez à celle-ci, et je ne l'ai pas trouvée assez conforme aux faits pour la conserver même dans mon esprit. J'encourrai donc gaiement le reproche d'avoir fait œuvre purement négative, c'est peut-être ce qu'on peut faire de mieux dans cette question en ce moment.

Sans prétendre fonder une théorie expliquant complètement les phénomènes de maturation, on peut dégager cependant les traits caractéristiques ou frappants de cette période de l'évolution des gamètes.

Il y a, au début, une phase de remaniement de la chromatine. Les modifications que subit alors la chromatine semblent être surtout d'ordre physico-chimique. Les modifications morphologiques ne sont que secondaires.

Puis interviennent deux mitoses qui ne paraissent différer, ni l'une ni l'autre, des mitoses normales par aucun phénomène essentiel (section transversale des chromosomes, ou séparation de chromosomes différents), mais qui en diffèrent l'une et l'autre par nombre de phénomènes secondaires (forme du fuseau, raccourcissement considérable des chromosomes à la prophase, apparition particulièrement précoce de la fissuration des chromosomes ; lenteur de l'une, rapidité de l'autre.)

La division longitudinale anaphasique n'est pas un phénomène telle-

(1) Ce que l'on peut aussi reprocher à la théorie de la chiasmatypie, c'est de faire jouer un rôle important aux images de chromosomes tordus l'un autour de l'autre à la métaphase. Or, ces images ne s'observent que chez les espèces où la mitose intervient pendant le raccourcissement des chromosomes et non dans celles où le raccourcissement est complet à la prophase (grenouille). On peut opposer à JANNSENS cette explication simple que le raccourcissement continuant à la métaphase chez la plupart des Urodèles, les chromosomes continuent à se tordre l'un autour de l'autre par un mécanisme déjà expliqué, très simple, et pas du tout mystérieux.

Il restera à JANNSENS le grand mérite d'avoir bien vu *ce qu'il fallait expliquer.*

(2) Je ne les ai jamais publiées et je m'en félicite.

ment particulier qu'il puisse servir à différencier la première mitose de la deuxième. Si l'on admet, avec tous les auteurs que cette division prépare les demi-chromosomes de la deuxième mitose, on doit rapprocher ce phénomène de la fissuration très précoce de la prophase I. On observe dans la télophase goniale une fissuration (fig. XLIX), qui est certainement de même ordre que la fissuration des mitoses spermatocytaires, mais qui est seulement moins précoce.

Ces deux mitoses diffèrent par un caractère essentiel : *la prophase de l'une est anormalement longue, celle de l'autre anormalement courte.* J'avoue que je ne puis donner une interprétation de ce fait qui me paraît essentiel (1). A part cette différence, les deux mitoses de maturation sont très semblables l'une à l'autre. Il suffit de comparer les figures de mitose de la planche V à celles de la planche II, celles de la planche IX à celles de la planche III, pour se rendre compte que les mitoses spermatocytaires diffèrent des mitoses somatiques et se ressemblent entre elles.

Les caractères essentiels communs aux cinèses sexuelles sont difficiles à déterminer ; il n'y en a pas de parfaitement constants chez toutes les espèces, sauf la fissuration précoce du filament chromatique. On peut dire cependant que le raccourcissement des chromosomes est, en général, plus prononcé que dans les mitoses normales, que les pôles du fuseau ont une tendance à devenir périphériques. Il faut insister aussi sur la remarquable adhérence des deux composants des dyades, ce phénomène sensible surtout à la première mitose, est en opposition avec ce qu'on observe dans les mitoses normales où les demi-chromosomes se séparent dès la fissuration.

Il faut reconnaître que cette adhérence s'harmonise bien avec l'idée que les composants de la dyade représentent les chromosomes paternels et maternels conjugués. On comprend qu'ils aient quelque peine à se séparer. On pourrait aussi, dans une variante du même ordre d'idées, les affliger de charges électriques de signe contraire en témoignage de leur sexe différent. Il suffit d'y réfléchir un peu pour voir à quelles complications cela aboutit dans la comparaison des mitoses somatiques avec les mitoses sexuelles.

En résumé, il se dégage de l'étude des spermatocytes quelques

(1) Noter aussi l'adhérence des chromosomes qui est assez particulière à la première mitose.

faits certains : existence de *deux divisions analogues l'une à l'autre, où le nombre des chromosomes est de* $\frac{n}{2}$; *longueur de la première prophase, brièveté de la deuxième*, fissuration très précoce des chromosomes aux deux mitoses et adhérence des deux portions du filament fissuré aboutissant à la formation de dyades. Ce sont précisément ces faits certains que les théories n'expliquent pas ou expliquent mal. Cela montre bien l'inutilité de ces échafaudages compliqués d'hypothèses qui cherchent la raison des phénomènes de maturation dans leur fin héréditaire. Ce sont les causes qu'il nous faudrait connaître, mais il faudrait connaître d'abord celles des mouvements de la cellule somatique.

Considérations sur la mitose

Les termes mêmes dont je me suis servi pour décrire les figures de karyokinèse, indiquent assez que je n'ai aucune tendance à avoir recours à des explications telles que la contraction des fibres du manteau ou du fuseau, mais que j'aurais une préférence pour des explications physico-chimiques. Je ne passerai pas en revue les diverses opinions émises sur le mécanisme de la mitose, je me contenterai de renvoyer à l'article de Prenant (1912) où ces opinions sont examinées et critiquées.

Parmi les explications physico-chimiques, on a encore un grand choix. On peut se demander tout d'abord si l'on doit rechercher les causes de la mitose dans des phénomènes d'ordre physique ou d'ordre chimique, ou tout au moins si les phénomènes physiques ou chimiques sont prépondérants. Il faut remarquer que les transformations chimiques sont bien moins actives en général dans les cellules en mitose qu'aux périodes de repos (exemple des gonies primitives). Ce n'est d'ailleurs que l'expression en d'autres termes de l'observation de Prenant, qu'une cellule qui se mitose ne sécrète pas. On peut penser que cela est dû à ce que les transformations chimiques sont en réalité interrompues ou simplement ralenties, ou bien à ce que l'activité chimique de la cellule est déviée dans un autre sens. La première explication a le mérite de la simplicité et d'ailleurs on a bien l'impression que les phénomènes essentiels : attraction, répulsion, fissuration, sont d'ordre physique et non chimique. On ne voit guère pendant la mitose les substances de la cellule changer de caractère chimique, autant qu'on en peut juger avec nos colorations.

Il semble donc que les phénomènes de la mitose soient les moins mêlés de transformations chimiques parmi les phénomènes de la vie cellulaire. Mais si l'on essaie de poursuivre une explication physique déterminée, dans le détail, on se heurte à des difficultés considérables.

Formation des chromosomes. — J'ai admis avec Tellyesnicki (**1905**), Della Valle (**1912**) et nombre d'autres auteurs, que le noyau a une structure homogène à l'état de repos dans le cas des éléments sexuels des Batraciens. La réalité des granulations ou du réseau ne paraît nullement certaine et ces images n'ont d'intérêt que parce que les différences qu'elles montrent avec un même réactif et dans différentes conditions, correspondent à quelque chose qu'il serait intéressant, mais difficile, de déterminer.

Il est de fait qu'à un certain moment, il apparaît des chromosomes dans ce noyau. Les partisans des structures diverses du noyau à l'état de repos, ont été, semble-t-il, impressionnés surtout par la nécessité qui leur apparaissait d'y retrouver constamment ces chromosomes.

Les auteurs qui admettent l'idée d'un noyau homogène pensent avec Tellyesnicki que les chromosomes sont néoformés ou plutôt qu'ils se forment aux dépens d'une solution colloïdale, un peu comme des cristaux se forment aux dépens d'une solution vraie. Cette idée est défendue par Della Valle (**1912**), qui compare plus spécialement la formation des chromosomes à la formation de cristaux dans les solutions colloïdales. Il m'est impossible d'analyser ici son long mémoire où il développe des comparaisons très suggestives entre les chromosomes d'une part, et les cristalloïdes ou les cristaux fluents et les associations de cristaux, d'autre part.

On trouve dans le travail de Della Valle plutôt des comparaisons suggestives que des explications véritables. Il ressort de sa lecture l'impression que l'explication est du même ordre que celle qu'il donne, mais avec de nombreuses complications. Il compare justement les phénomènes de l'apparition des chromosomes avec les phénomènes qui accompagnent l'apparition d'une phase nouvelle dans un fluide homogène. La situation périphérique du filament prophasique reçoit une interprétation satisfaisante, de même que l'augmentation de volume et la diminution de visibilité du noyau. Mais il y a des faits certains que Della Valle néglige un peu : l'existence de nucléoles dans le noyau, la persistance fréquente, sinon constante, de l'un au début de la pro-

phase, sa disparition à la fin, la division des nucléoles avant l'apparition du filament, la disparition de la plupart d'entre eux.

La torsion prophasique des chromosomes est interprétée par Della Valle par comparaison avec la torsion des associations linéaires de cristaux fluents. Cette torsion n'est pas évidente au début de l'apparition du filament prophasique. Ce filament, continu avant d'être segmenté, s'explique mal par la comparaison avec une association de cristaux fluents. On devrait plutôt observer l'inverse : association secondaire de fragments d'abord indépendants. Le filament chromatique apparaît le plus souvent d'emblée dans un noyau où la dissolution de la chromatine est plus nette qu'à l'état de repos.

Il existe incontestablement dans les chromosomes un substratum très visqueux ; peu apparent dans les mitoses somatiques, il est très apparent et j'en ai vérifié la viscosité à frais dans les prophases spermatocytaires avancées. Sans pouvoir préciser les rapports de cette substance avec les nucléoles, on peut affirmer qu'il y a beaucoup de caractères communs. On a l'impression que c'est la même substance. C'est cette substance qui paraît être le siège des mouvements divers qu'on observe dans les chromosomes. La chromatine, au contraire, paraît se déposer passivement sur les filaments par une sorte de cristallisation secondaire.

Diverses affirmations de Della Valle ne sont pas entièrement justifiées : la torsion spirale s'observe, dit-il, du début à la fin de la mitose, or, tout au début de la formation du filament on n'observe pas cette torsion, et si on la suppose, c'est, je crois, gratuitement. Il n'est d'ailleurs nul besoin de la comparaison avec des associations de cristaux fluents pour expliquer la torsion. Le raccourcissement des chromosomes l'explique suffisamment et explique son irrégularité constatée déjà par Della Valle, si l'on suppose que ce raccourcissement est inégalement rapide sur les divers points de la circonférence d'un chromosome. La torsion ne permet pas d'apprécier la cause, la nature de ce raccourcissement.

Della Valle admet que la chromatine forme une phase distincte avec le caryoplasme mitotique et une phase homogène avec le caryoplasme intercinétique ; il faut remarquer qu'elle peut aussi former avec ce dernier une phase distincte (cas de chromosomes incontestables dans le noyau au repos). Mais il y a dans la formation des chromosomes de la mitose, quelque chose de plus complexe que dans celles des chromo-

somes du noyau au repos : Dans le premier cas, toutes les substances du noyau (sauf l'eau et les sels, mais en tous cas toutes les substances précipitables et décelables histologiquement), participent à la formation des chromosomes. Dans le second, les chromosomes apparaissent dans un suc nucléaire encore très colorable, où l'on rencontre des nucléoles, c'est alors peut-être qu'on peut parler d'une simple cristallisation de la chromatine.

Dans la mitose des spermatocytes I, dite hétérotypique, on observe un mode de formation des chromosomes qui n'est pas sans rappeler celui des chromosomes du noyau au repos (œufs, cellules glandulaires) par ceci : que les nucléoles restent longtemps indépendants des chromosomes et que les substances dissoutes n'arrivent que difficilement et incomplètement à se condenser sur le filament chromatique.

La constance du nombre des chromosomes est un fait généralement très net, et il est aisé de comprendre qu'il ait impressionné les biologistes. Della Valle a recherché les cas de variation du nombre des chromosomes; il signale surtout des faits de fragmentation des chromosomes. Cependant, les cas de Stevens (**1909**), de Fauré-Frémiet (**1912**), sont très démonstratifs. Della Valle (**1909-1912**) admet que le nombre des chromosomes est variable avec la quantité de chromatine, ce qui est contredit par cette observation que dans deux spermatocytes de grenouille également colorables et dont l'un a un diamètre double de l'autre (par conséquent un volume beaucoup plus considérable), il se forme un même nombre de chromosomes. Je pense cependant, comme Della Valle, que le nombre des chromosomes n'est pas aussi constant qu'on veut bien le dire, et j'ai trouvé des prophases de spermatogonies de *Rana esculenta* où ce nombre variait d'une ou deux unités. Sous l'influence d'excitants venus de l'extérieur, ce nombre peut varier par fragmentation des chromosomes, ainsi que cela s'observe dans certaines prophases multipolaires. Les chromosomes anormalement nombreux, qu'on observe alors, sont aussi anormalement petits. En général, le nombre des chromosomes ne dépend pas de la quantité de chromatine.

Les explications que Della Valle donne de la fissuration longitudinale du raccourcissement anaphasique sont plus satisfaisantes. Il est cependant un fait dont on saisit mal la raison, c'est que les deux composants des dyades des prophases de maturation restent accolés l'un à l'autre, pendant le raccourcissement, alors qu'il y aurait toutes

les chances pour qu'ils se séparent. On a l'impression que les deux moitiés de la dyade s'attirent et on se rend mal compte de la cause de cette attraction. L'adhérence par viscosité ne l'explique pas, car les éléments de la dyade adhéreraient aussi bien à la dyade voisine. On ne peut admettre non plus une attraction comparable à une attraction électrique, car, dans ce cas, le composant d'une dyade affecté du signe positif, devrait avoir une action attractive sur le composant d'une dyade voisine, affecté du signe négatif ce qui ne s'observe pas. Il semble que l'action attractive d'un des composants de la dyade se manifeste exclusivement vis-à-vis de l'autre composant de cette même dyade, et vraiment ce phénomène ne laisse pas d'être encore mystérieux. Sans pour cela adopter le point de vue des auteurs qui parlent de conjugaison de chromatines paternelle et maternelle, on comprend qu'une explication de ce genre leur soit venue à l'esprit.

Interprétation des mouvements de la mitose. — Les mouvements de la mitose doivent être divisés en deux groupes : les phénomènes de formation du fuseau et d'écartement des centrosomes et les mouvements des chromosomes. Les faits de Boveri (**1896**), Ziegler (**1898**), Wilson (**1901**), les observations fréquentes de formation de fuseaux dans les cellules dont le noyau reste au repos (fig. 97, xxxvi) montrent que les phénomènes chromatiques et achromatiques de la mitose sont relativement indépendants.

Je ne passerai pas en revue les diverses théories émises sur la nature des figures achromatiques de la mitose, ces théories sont exposées et critiquées dans le travail de Prenant (**1910**).

En présence des faits, on peut se demander encore si l'on peut choisir avec certitude entre les théories que Prenant appelle vitalistes et les théories physiques, à condition, bien entendu, de n'accepter les premières que comme reculant, dans un ordre de grandeur moindre, l'explication mécaniste.

De la description de la mitose telle que je l'ai donnée, il résulte qu'au début de la prophase, les centrosomes se repoussent et qu'ils repoussent les chromosomes jusqu'à la métaphase. S'agit-il d'une répulsion d'ordre électrique ou électro-colloïdal, ou même comme a pu le supposer Prenant, en présence des difficultés de ces explications, d'une répulsion due à une force encore inconnue ?

Remarquons qu'il semble y avoir autre chose dans la formation d'un fuseau que le phénomène de l'écartement des centres. On voit sou-

vent les centres s'écarter (fig. XXXVI), sans qu'il se forme de fuseau.

Ne s'agit-il pas plutôt, dans la formation du fuseau, d'un phénomène d'accroissement ? Les fibres du fuseau semblent s'accroître depuis le début de la prophase jusqu'à la fin de la mitose, ainsi que l'a admis MEVES (1897-1898). Elles semblent bien se comporter comme quelque chose de relativement solide : elles résistent aux chromosomes qui tendent vers le centre du cytoplasme, comme si elles leur opposaient une barrière rigide. Cette explication qui n'afflige pas les pôles de la mitose de signes contraires, s'adapte bien aux fuseaux pluripolaires et aux fuseaux sans chromosomes. L'accroissement de la substance du centrosome ne porte pas seulement sur la partie fusoriale, mais se manifeste par les irradiations polaires. La longueur de celles-ci ne peut être appréciée exactement sur des préparations fixées à cause des figures de coagulation qui s'y mêlent. On peut admettre que cet accroissement centrifuge des fibres astériennes repousse les chromosomes vers l'équateur à la métaphase (1). Cela expliquerait que la séparation des chromosomes commence par leur extrémité distale. Le changement de sens dans l'action des pôles peut s'expliquer aussi parce que la substance des rayons ou du fuseau qui s'accroissait l'instant d'avant se rétracte ensuite, entraînant peut-être les chromosomes qui sont plus ou moins accolés à elle. Ainsi s'expliquent : l'ascension des chromosomes, la diminution de la longueur de la partie du fuseau située entre le pôle et les chromosomes, la diminution des irradiations astériennes à l'anaphase et à la télophase. Il semble que cette rétraction ne porte pas sur la plupart des fibres du fuseau central qui, abandonnées à elles-mêmes se recourbent, se déforment de diverses manières et ne paraissent plus subir les phénomènes que passivement.

MEVES (1897) admet que le fuseau continue à s'accroître et repousse les chromosomes jusqu'à la télophase. Cela n'explique pas la diminution considérable de l'espace compris entre le pôle et les chromosomes. D'autre part, on voit par les exemples des figures CI, LXXIV et de la spermiogénèse que les centrosomes peuvent se déplacer et se séparer sans être reliés par aucune fibre.

Qu'on ne me dise pas que c'est une explication vitaliste : les phénomènes d'accroissement et de rétraction qu'elle invoque sont des plus explicables par la physique et la chimie, l'explication physico-chimique est seulement un peu reculée.

(1) Cet accroissement n'est peut-être aussi que l'expression morphologique d'une action répulsive croissante.

Il y a cependant quelques faits qui, bien que n'étant pas nettement contraires, s'harmonisent mal avec cette idée : les faits d'action orientante de la sphère sur le cytoplasme (halos mitochondriaux) ou sur le noyau (figures de bouquet) montrent que la sphère peut exercer une action attractive ou répulsive sans qu'elle soit entourée d'irradiations (1). D'autre part, les irradiations polaires se voient peu, ou pas du tout dans les mitoses de réduction, et on ne peut guère invoquer leur action pour repousser les chromosomes à la métaphase; elles sont assez peu nettes dans les mitoses somatiques des Batraciens, mais c'est une constatation négative, il est possible qu'elles échappent. Il est vrai aussi que l'action répulsive des centres ne s'observe guère dans les images comme celle de la figure 250, et surtout à la deuxième mitose où le désordre de la métaphase est la règle.

La théorie a pour elle les faits signalés (fig. 150), où la sphère munie d'irradiations, semble repousser tout ce qu'il y a autour d'elle. Le fait que la substance du centrosome peut s'accroître sous forme de rayons est démontré par l'observation de sphères telles que celle de la figure XXXVI, où l'on voit des rayons courts et bien limités et formés incontestablement aux dépens de la substance du centrosome. Je n'oserais cependant fermement conclure, je me permettrai seulement une réflexion : Je crois qu'il est extrêmement dangereux de vouloir, dans un ensemble de phénomènes complexes comme le sont ceux de la vie cellulaire, appliquer à des mouvements la même explication physique, parce qu'ils sont de même grandeur. Il y a des phénomènes cytologiques, par exemple, les fissurations longitudinales, les bipartitions de granules, peut-être l'apparition des chromosomes, qui sont justiciables d'une explication physique immédiate; il en est d'autres très certainement qui ne reconnaîtront une explication analogue que quand on les aura décomposés et analysés à fond, parce qu'ils sont déjà très compliqués. Si l'on voyait les choses mille fois moins grossies, on n'admettrait jamais que la division d'un infusoire est un phénomène infiniment compliqué parce qu'on verrait cet infusoire comme un point. Il est probable que pour les choses qui sont près de la limite qui nous est imposée par nos moyens d'investigation, nous tombons constamment dans la même erreur. Rien ne prouve que l'explication physique ou chimique doive intervenir dès que le microscope est impuissant (2),

(1) Nous avons vu cependant que la sphère s'entoure d'irradiations lors de la répulsion des mitochondries. Mais dans des cas où elle a une action attractive elle ne présente aucune irradiation.

(2) La démonstration de microbes invisibles prouve même le contraire.

et lorsqu'une telle explication ne s'accorde pas parfaitement avec les faits. Il faut penser toujours qu'il y a des complications qui nous échappent.

L'individualité des chromosomes

J'ai déjà formulé, en plusieurs endroits de cet ouvrage, diverses objections à la théorie de l'individualité des chromosomes. Cette théorie, défendue d'abord par Rabl (1896) et Boveri, puis par nombre d'auteurs après eux, avait soulevé nombre d'objections de la part de Fick (1905), Brauer (1893), etc. Je ne veux point reprendre ici toute cette discussion. L'hypothèse de l'individualité réapparaît sous une forme nouvelle dans les travaux de Montgommery et de Jannsens et Willems (1909), qui reconnaissent les divers chromosomes et les appellent pour ainsi dire chacun par leur nom. J'ai déjà dit que je ne suis pas arrivé à reconnaître ces diverses personnalités.

L'existence à peu près constante d'amitoses inégales avec dégénérescence d'un des lobes du noyau dans le cytoplasme (gonies primitives) vient déjà singulièrement gêner l'hypothèse : voici tout un lobe du noyau (correspondant à un chromosome selon la théorie), qui vient dégénérer et cela n'empêche pas ce noyau de se diviser toujours avec le nombre ordinaire de chromosomes. J'ai déjà dit toutes les raisons qui empêchent qu'on puisse opposer cette chromatine expulsée sous le nom de trophochromatine à l'idiochromatine qui n'est pas expulsée.

Lors des mitoses multipolaires inégales et évolutives du *Bombinator*, il se produit de petits noyaux qui ont reçu un nombre anormalement petit de chromosomes. Par la suite, ces noyaux grossissent et ne se distinguent plus des autres; ils se divisent donc avec le nombre normal de chromosomes. Tous les troubles apportés à la mitose modifient la forme et l'aspect des chromosomes et les différences entre ces chromosomes anormaux et les chromosomes normaux sont bien plus considérables que celles qu'on observe entre les chromosomes d'une même mitose. Il est probable que ces dernières sont déterminées par des différences légères des conditions en divers points du noyau, notamment par la facilité plus ou moins grande que les chromosomes ont à se raccourcir.

Pour toutes ces raisons, je repousse l'idée que les chromosomes sont des individualités permanentes. Je pense avec Della Valle qu'ils ne sont pas plus des individualités que les cristaux qu'on produit aux dépens d'une solution saline.

Les chromosomes particuliers et le chomosome accessoire

L'existence de chromosomes nettement différents des autres a été signalée, surtout chez les Arthropodes. Mac Clung (1905) trouve un chromosome accessoire chez *Orphania denticauda* et *Xyphidium*. C'est un corps arrondi, identique au nucléole chromatique signalé par Henking (1893). Il ne se trouve pas dans l'ovaire, mais seulement dans le testicule. Mac Clung en déduit que les œufs fécondés avec des spermatozoïdes à chromosome accessoire donnent des mâles, les autres des femelles. Il y a donc des spermatozoïdes avec et sans chromosome accessoire. On observerait, en effet, que le chromosome accessoire ne se divise pas à la deuxième mitose de maturation.

De Sinety (1901) vérifie chez les Phasmes l'existence d'un chromosome accessoire qui ne se partage pas à la deuxième ditose. Ce chromosome est ensuite retrouvé chez les Insectes par Sutton (1902-1903), Mac Gill (1904), Mac Clung (1905), Gross (1906), Wilson (1906), Foot et Strobell (1907), Wassilief (1906), Otte (1907), Stevens (1908), Morill (1909), Buchner (1909), Max Morse (1909).

Il n'a pas été retrouvé chez les Hyménoptères et les Lépidoptères, Meves (1907), Mark et Coppeland (1906), Doncaster (1907), Meves et Duesberg (1908), Lams (1908), Il a été retrouvé dans d'autres groupes : chez *Sagitta*, Stevens (1903) ; chez les Myriapodes : Blackmann (1905) ; Meves (1905), Ancel et Bouin (1911); chez les Arachnides : Wallace (1905), Montgommery (1905) ; chez les Oiseaux : Guyer ; chez le Chat : Winiwarter et Saintmont (1909) ; chez le Cobaye : Stevens ; chez l'Homme.

L'opinion la plus généralement admise est que le chromosome accessoire détermine le sexe de l'embryon, mais le processus invoqué diffère sensiblement suivant les auteurs.

A l'opinion de Mac Clung (1905) que le chromosome accessoire détermine le sexe mâle, Stevens et Wilson (1900) opposent qu'il détermine le sexe féminin. Le mâle aurait un seul chromosome accessoire, la femelle en aurait deux. Les cellules du mâle renferment donc $n + a$, celles de la femelle $n + 2a$. Le chromosome accessoire ne se divise pas aux mitoses de maturation. Les cellules réduites sont, chez le mâle, de deux sortes $n/2 + a$ et $n/2$. Celles de la femelle sont toutes $n/2 + a$. Il résulte de la fécondation deux sortes d'œufs, les uns $(n/2 + a) + (n/2 + a) = n + 2a$

sont femelles, les autres $n/2 + (n/2 + a) = n + a$ sont mâles. MONTGOMMERY (1900), chez *Calocoris*, ajoute une complication de plus. Il y a pour lui deux chromosomes accessoires: l'un (A) se divise à la première mitose de maturation: l'autre (a) se divise à la deuxième. Les cellules mères renferment donc $n + A + a$; après la première mitose réductrice, ou a: $n/2 + A + a$ et $n/2 + A$. A la deuxième mitose, ces deux cellules donnent respectivement $n/2 + A + a$ et $n/2 + a$ pour la première, $n/2 + A$ et $n/2$ pour la deuxième. Les quatre spermatozoïdes sont donc différents.

Sans entrer dans les détails, on peut dire que les images sur lesquelles on base toute cette mathématique n'entraînent pas irrévocablement la conviction. Le nombre des explications en présence accentue les doutes.

ANCEL et BOUIN (1911), chez *Scutigera coleoptrata* ont observé un hétérochromosome très beau qui se divise aux deux mitoses, passant dans les quatre spermatides; il y a chez cette espèce une double spermatogénèse. BOUIN et ANCEL pensent que le chromosome accessoire joue un rôle dans le déterminisme du sexe (féminin) en augmentant la masse de chromatine. Cette explication a l'avantage d'être en accord avec les faits connus où l'abondance de matériaux détermine le sexe dans le sens féminin. Elle a l'avantage aussi d'être plus simple que les précédentes, ce qui est appréciable. Il faut remarquer cependant que dans le cas particulier de *Scutigera coleoptrata*, rien ne prouve que ce chromosome particulier ait un rôle quelconque dans le déterminisme du sexe.

Enfin, pour GOLDSCHMIDT (1904), WASSILIEF (1906), l'idiochromosome serait de nature trophochromatique.

Les chromosomes spéciaux sont d'aspect assez variable. Le plus souvent, au stade de repos spermatocytaire ou de prophase, ils apparaissent comme une masse irrégulière, plus ou moins arrondie. Souvent, ils se colorent comme les nucléoles: WASSILIEF (1906), BUCHNER (1909), etc., etc. D'autres fois (ANCEL et BOUIN) ils sont constitués par deux grains inégaux réunis par un pont de substance. Vers le stade de prophase avec anneaux et dyades, le chromosome accessoire est souvent figuré simplement comme un chromosome un peu différent des autres; quelquefois cependant, on le représente avec des caractères nucléolaires.

Aux métaphases, le chromosome accessoire est figuré quelquefois comme un chromosome plus long ou plus court que les autres, d'autres fois, comme une masse granulaire qui se divise ou reste entière.

En somme, on a décrit dans les spermatocytes comme chromosomes accessoires, des nucléoles incontestables d'une part (surtout au repos

et à la prophase) (*Cf.* Wassilief), et, d'autre part, des chromosomes bien authentiques qui se comportent comme tels, Ancel et Bouin, Max Morse, Buchner. Il reste un groupe, le plus grand, hélas ! de chromosomes accessoires décrits avec des méthodes telles que l'hématoxyline au fer, qui ne permettent pas de s'assurer s'il s'agit d'un nucléole ou d'un chromosome. Leur forme donne le plus souvent l'impression qu'il s'agit d'un nucléole.

Parmi les chromosomes authentiques, ou qui le paraissent, il en est qui diffèrent peu des chromosomes normaux (Buchner, fig. 53, 54), chez *Pezzotettyx* (fig. 45, 49), chez *Œdipoda*, etc. Il est à remarquer que ces chromosomes sont surtout figurés au stade de dyades courtes, ou à la métaphase.

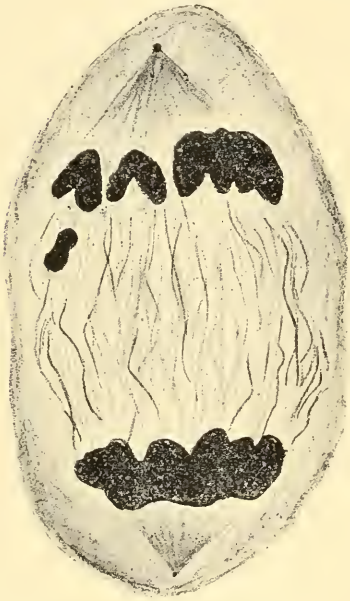


Fig. lxv. Anaphase I chez *Alytes*. L'un des chromosomes se divise en retard et peut être considéré comme chromosome accessoire.

Enfin, il y a des chromosomes spéciaux qui, d'après les figures des auteurs ont une taille nettement différente de celle des autres chromosomes : Ancel et Bouin (*Scutigera*) (**1911**), Max Morse et quelques-uns des auteurs qui ont étudié les Arthropodes. Ils sont nettement en minorité.

Revenons maintenant aux Batraciens. Les hétérochromosomes n'y ont pas été signalés, du moins sous ce nom. Nombre d'auteurs, surtout Eisen (**1899**), Jannsens (**1901**) ont signalé l'existence de nucléoles se colorant comme la chromatine, qu'ils ont appelés chromoplastes. Ces corps qu'ils figurent aux premiers stades de l'évolution des spermatocytes rappellent beaucoup la plupart des chromosomes accessoires décrits à ces stades. Les figures 143, 211, 212, 252, 253, etc., de ce travail, montrent dans les spermatocytes des corps dont les uns sont colorés comme la chromatine, les autres comme les nucléoles. Ces corps se voient jusqu'aux stades voisins de la mitose, au moins les plus gros, colorables comme les nucléoles. J'ai signalé ailleurs leur évolution, chez la Grenouille surtout, où j'ai pu bien la suivre.

Si j'avais eu l'esprit prévenu, et si je n'avais été éclairé par des exemples clairs comme celui de *Bombinator*, j'aurais eu bien des chances de croire que c'étaient ces corps qui se divisent au fuseau dans les figures 149 ou 218. Or, l'étude comparée des diverses espèces montre que ce sont les corps chromatoïdes qui se divisent quelquefois de cette manière. Pour peu que je me sois inspiré d'images incomplètes telles que les figures 150, 122, 124, j'aurais conclu que le chromosome accessoire ne se divise pas à l'une des mitoses. Or, j'ai exposé précédemment comment le corps pyrénoïde se divise, et comment le moment de cette division coïncide ou non avec la métaphase.

Si l'on étudie des préparations fixées aux liquides chromiques ou osmiques et colorées à l'hématoxyline au fer, on trouve des hétérochromosomes tant qu'on peut le désirer chez toutes les espèces et à tous les stades. On en trouve même dans les préparations fixées au liquide de Bouin. Les figures 210, 212, ne le cèdent en rien à la plupart de celles qui ont été données. Mais si on varie un peu les méthodes, on se rend compte que ces corps sont des nucléoles plus ou moins complexes, ou des amas très quelconques de chromatine, et rien n'autorise à les baptiser d'un nom spécial et à leur faire jouer un rôle dans le déterminisme du sexe, tout prouvant d'ailleurs que le sexe des cellules n'est pas déterminé dès l'embryon chez les Batraciens. Le nombre, la forme de ces bâtonnets chromatiques, sont d'ailleurs très variables.

On trouverait aisément aussi chez les Batraciens des hétérochromosomes de mon deuxième groupe, c'est-à-dire des chromosomes authentiques pour peu qu'on ne tienne compte que des figures favorables.

A la prophase, on trouvera des chromosomes de forme nettement différente des autres dans les figures 216, 259 et 149, 150, mais par contre, on ne les trouve plus dans les figures 260, 261, 217, 148 et 151. J'ai expliqué ailleurs, d'une manière que je crois suffisante, les différences de forme entre les chromosomes qui sont avant tout inconstantes. Elles tiennent à ce que le raccourcissement des chromosomes est plus ou moins marqué dans un même noyau. Ces différences dans le raccourcissement sont très nettes, surtout au stade de dyades courtes et de la métaphase (lorsque la métaphase intervient à ce moment). Cela explique d'ailleurs pourquoi les chromosomes accessoires sont particulièrement abondants à ce stade.

Il faut noter aussi qu'au début de leur raccourcissement, les chromosomes ont des bords irréguliers (dus surtout à l'insertion de filaments

de substance visqueuse), tandis qu'à la fin, ils ont un contour net. Les mêmes caractères s'observent dans les figures de beaucoup d'auteurs (par exemple, Buchner (**1909**), entre les chromosomes ordinaires et le chromosome accessoire.

On a le droit de se demander si le chromosome dit accessoire n'est pas, dans beaucoup de cas, un chromosome raccourci plus vite ou moins vite que les autres. Il faut songer que les partisans du chromosome accessoire doivent, ce qui est naturel, rechercher les images favorables à leur thèse; il ne m'aurait pas été difficile de trouver et de figurer une douzaine d'images telles que les figures 210, 149 ou 150, mais il y a des

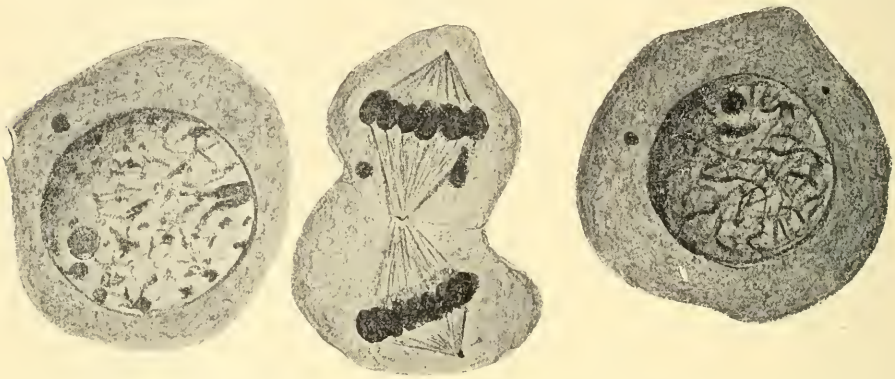


Fig. lxvi. Spermatocytes de *Lombric* (spec. ?) avec formations comparables à celles qu'on a décrites comme chromosomes accessoires.

images nombreuses et certainement complètes où on ne retrouve rien de semblable. Un caractère important qu'on attribue fréquemment aux hétérochromosomes est de se diviser plus précocement ou plus tardivement que les autres. Il n'est pas difficile non plus de trouver des chromosomes en nombre variable qui se divisent avant ou après les autres (fig. 150, 217, lxv). On croit habituellement que la division des chromosomes est rigoureusement et nécessairement simultanée parce qu'on se fait une idée beaucoup trop schématique de la mitose.

En résumé, je dirai qu'il n'y a pas chez les Batraciens de chromosomes accessoires. La facilité avec laquelle on pourrait en trouver pour peu qu'on tienne à vérifier sur ces animaux les observations faites sur les Arthropodes, et qu'on n'ait pas connaissance de phénomènes cytologiques tels que la division des corps pyrénoïdes, l'inégal raccourcissement des chromosomes jette un doute sérieux sur beaucoup d'observations de chromosomes spéciaux.

Quant au rôle du chromosome accessoire dans le déterminisme du sexe, il me paraît être encore à démontrer. Il faut remarquer que dans les cas de chromosome accessoire bien net, comme chez Scutigera (Bouin et Ancel), l'idiochromosome se divise aux deux mitoses et passe dans les quatre spermatides. Les faits de non division de l'hétérochromosome sont basés sur des observations purement négatives et qui n'apportent pas toute la certitude désirable. On trouve d'ailleurs des formations très analogues aux chromosomes accessoires chez les animaux hermaphrodites (fig. LXVI).

En somme, il y a, dans la théorie du chromosome accessoire déterminant le sexe, un échafaudage d'hypothèses incertaines et souvent improbables qui ne le cède en rien à ceux qu'on a édifiés au sujet de la réduction chromatique et les dépasse même quelquefois. Ses deux bases principales: individualité des chromosomes et prédétermination du sexe sont encore à démontrer et paraissent tout à fait incertaines.

Résumé

De l'étude du développement des cellules sexuelles se dégagent quelques faits qui mériteraient d'être expliqués. On semble surtout s'être évertué à chercher des raisons compliquées à des phénomènes dont les causes sont probablement très simples. Si j'ai critiqué les diverses théories sans les remplacer par une autre, c'est que je crois qu'il faut d'abord expliquer ces caractères généraux de l'évolution des cellules seminales : existence de *deux* divisions particulières à la fin de l'évolution des cellules sexuelles, lenteur de la première prophase, rapidité de la deuxième mitose, action intense du centrosome sur le noyau, modifications chimiques de la chromatine ? J'ajouterai qu'il ne serait pas sans intérêt de déterminer le rôle du corps pyrénoïde qui paraît se diviser si régulièrement pour ne servir à rien plus tard, ce qui est singulier. Voilà les faits dont on n'arrive pas à saisir la raison.

Les autres phénomènes de l'évolution des spermatocytes, au contraire, ne me paraissent pas mystérieux.

Je ne puis admettre l'hypothèse de l'individualité des chromosomes.

Pour ce qui est de la réduction chromatique, je pense que le nombre des chromosomes est réduit parce qu'à la suite des phénomènes du début de l'évolution des spermatocytes la chromatine est profondément rema-

niée à tous points de vue et, que comme conséquence, son « mode de cristallisation (1) », est changé.

Quant aux chromosomes spéciaux ou accessoires, je crains qu'ils n'aient beaucoup moins d'importance qu'on leur en attribue généralement.

(1) Ceci n'est, bien entendu, qu'une image grossière.

CINQUIÈME PARTIE

La Spermiogénèse

FORMES DIVERSES DES SPERMATOZOÏDES

Si l'évolution des spermatocytes est remarquablement analogue chez les différentes espèces, la forme des spermatozoïdes est très différente de l'une à l'autre.

La forme des spermatozoïdes des Batraciens est bien connue depuis les recherches de Ballowitz (1890), Broman (1900, 1901, 1902), Retzius (1906), Bertacchini (1896), Eimer (1874), Leydig (1850), Jensen (1886-1888), Flemming (1888), La Valette Saint-George (1885-1886), Wiedersperg (1890), etc. Elle apparaît comme étant extrêmement différente selon les espèces, surtout chez les Anoures, ainsi que l'a montré Ballowitz (1890) et d'autres.

Fig. LXVII. Acrosome chez la *Salamandre* (d'après Retzius.)

Les spermatozoïdes des Urodèles sont assez semblables les uns aux autres. Ils sont caractérisés notamment par la présence d'une membrane ondulante nettement différenciée. Ils ont une tête allongée, terminée à son extrémité par un acrosome effilé, à sa partie postérieure par une zone électivement colorable. A cette tête fait suite une pièce intermédiaire assez longue, puis la queue comprenant un filament de soutien et un filament marginal mobile sur le bord de la membrane ondulante. (Bellonci (1886), Meves (1899), Mac Gregor (1899), Retzius (1906.)

Les spermatozoïdes des espèces que j'ai étudiées ont été décrits par Retzius (1906) (*Salamandra maculosa*, *Axolotl*, *Triton cristatus*, *alpestris*, *vulgaris*). Les différences entre ces diverses espèces sont de simples différences de taille ou de proportion.

Retzius a figuré à un grossissement considérable (fig. LXVII), la pointe

qu'il trouve formée d'un axe mince entouré d'une gaîne et munie d'un crochet (Widerhakenstuck). Le filament axile de la pointe se continue par un filament latéral ou axial dans la tête. RETZIUS n'a le plus souvent pu voir qu'une courte portion de ce filament chez les espèces signalées, où cependant, j'ai pu m'assurer qu'il existe sur toute la longueur du noyau.

D'ailleurs, RETZIUS (1906) a bien vu ce filament chez *Pleurodeles Waltii* (Mich) (fig. LXVIII) où il figure les spermatozoïdes avec une forme vaguement sphéroïde. D'après la figure citée le filament paraît extérieur à la tête. Chez l'Axolotl, RETZIUS décrit un filament extérieur à la tête, dissociable par macération.

FIG. LXVIII. Spermatozoïde de *Pleurodeles Waltii* (d'après RETZIUS.)

Les spermatozoïdes du *Bombinator* sont d'un type tout particulier. WAGNER et LEUCKART (1752) indiquent que ces spermatozoïdes sont identiques à ceux de la Salamandre ; au contraire SIEBOLD (1860), LEYDIG (1877), EIMER (1874), LA VALETTE SAINT-GEORGE (1885) ont été frappés de la singularité de leur aspect. BROMAN (1900 *b*) a étudié leur histogénèse et a montré qu'ils ne diffèrent pas essentiellement des spermatozoïdes des Urodèles, ainsi que l'avait déjà dit PFLÜGER (1882). Ce qu'il y a de remarquable dans leur structure serait que la queue s'insère à la partie antérieure de la tête et non à la partie postérieure. Cette queue est d'ailleurs constituée comme chez les Urodèles d'un filament de soutien et d'une membrane ondulante. BROMAN (1900 *b*) décrit à l'intérieur de la tête un bâtonnet qui se continue avec l'acrosome et qui lui paraît un organe de soutien. Les corpuscules centraux ne changent pas de volume et ne sortent pas de la sphère. La description de BROMAN est confirmée par RETZIUS.

Les spermatozoïdes des grenouilles diffèrent d'une espèce à l'autre (1). Il résulte des recherches de RETZIUS (1906), BALLOWITZ (1890) et surtout BROMAN (1907) que chez *Rana esculenta* ils ont une tête courte, arrondie aux extrémités avec un acrosome peu ou pas visible, tandis que chez *Rana temporaria* ils ont une tête longue et pointue avec un acrosome bien net. Les spermatozoïdes de *Rana arvalis*, de *Rana mugiens* sont du type *esculenta* BROMAN (1907). Ceux de *Rana agilis* (DE L'ISLE 1873), sont du type de *Rana temporaria*. BALLOWITZ (1906) a signalé chez *Rana escu-*

(1) Pour la littérature voir Broman (1907).

lenta la présence fréquente de spermatozoïdes à tête arrondie, ce que j'ai pu vérifier maintes fois. BROMAN (1907) contre RETZIUS (1906) soutient que la queue des spermatozoïdes des grenouilles est constituée d'un seul filament. Cela m'ayant paru singulier, j'ai examiné attentivement des spermatozoïdes de *Rana esculenta* et de *Rana temporaria*, et j'ai vu deux filaments très rapprochés ainsi que l'indique RETZIUS. Il est probable qu'il existe une membrane ondulante comme chez les autres Batraciens, mais qu'elle est très courte et très peu visible à cause de la petitesse des éléments (1).

Les spermatozoïdes de la rainette sont très semblables à ceux des crapauds. LEYDIG (1877), LA VALETTE SAINT-GEORGE (1886), BROMAN (1900), RETZIUS (1906).

Tous ces spermatozoïdes sont pourvus d'un acrosome généralement effilé, sauf chez la grenouille verte, où il n'est représenté que par un bouton terminal difficile à voir.

Les spermatozoïdes des crapauds ont été étudiés par VON LA VALETTE SAINT-GEORGE (1876), SPENGEL (1876), LEYDIG (1878), JENSEN (1879), BUHLER (1895), BROMANN (1900), etc., etc. Ils ont une tête homogène, assez longue, une pointe courte, une membrane ondulante. En somme, ils sont assez analogues aux spermatozoïdes des Urodèles, mais en plus petit.

Les spermatozoïdes de l'*Alytes* ont été décrits par SPENGEL (1876), LEYDIG (1877), BALLOWITZ (1890), (RETZIUS 1906) (fig. LXVIII *bis*). On y voit aisément à frais un filament qui traverse la tête suivant sa longueur, qui a été vu par LEYDIG et bien figuré par RETZIUS (1906). Ce filament se colore volontiers. Il sort de la partie antérieure du noyau, coiffé peut-être d'une membrane très fine. RETZIUS (1906). Dans l'une des figures de RETZIUS il y a une disposition vaguement spiroïde. Dans deux autres figures, RETZIUS dessine un autre filament incomplet.

FIG. LXVIII (*bis*). Spermatozoïde d'*Alytes* (d'après RETZIUS).

Je n'ai pu étudier de façon suffisante la spermiogénèse des autres

(1) J'ai observé chez un spécimen de *Rana esculenta* des spermatozoïdes très semblables à ceux de *Rana temporaria* ; RETZIUS a fait une observation analogue.

espèces, à cause de la difficulté qu'on a de se procurer les animaux au moment voulu et dans de bonnes conditions. On sait que d'autres espèces d'Anoures ont des spermatozoïdes de formes assez différentes. *Discoglossus pictus* (Otth) possède des spermatozoïdes d'une longueur considérable, plus de deux millimètres. (Spengel, **1876**, Ballowitz, **1905**). Chez *Pelodytes punctatus*, les spermatozoïdes sont très petits et ne possèdent pas de pièce intermédiaire. Chez *Pelobates fuscus*, ils ont une tête nettement spiroïde. (Spengel, Leydig, Ballowitz (**1890**), Retzius (**1906**.)

Je n'insisterai pas sur les détails de structure des spermatozoïdes mûrs. Ces détails ont été décrits avec excès. L'étude de la spermiogénèse nous montrera que sous des apparences diverses, les spermatozoïdes des Batraciens présentent une similitude profonde et essentielle. Beaucoup de détails de structure signalés comme caractéristiques d'une espèce se retrouvent partout, au moins pendant le développement. Il y a surtout des différences de proportions entre les divers organes des spermatozoïdes.

Il est à remarquer que les espèces qui présentent quelques différences dans l'aspect des spermatogonies (grenouille rousse et grenouille verte, par exemple) présentent aussi des spermatozoïdes dissemblables d'aspect, tandis que celles qui ont des spermatogonies relativement semblables (crapaud et rainette) ont aussi des spermatozoïdes analogues. J'ai observé cependant un trop petit nombre d'espèces pour pouvoir affirmer la généralité de ce fait.

A cause de la diversité des formes de spermatozoïdes et des différences qu'on observe dans l'évolution des spermatides, je commencerai par étudier la spermiogénèse chez chaque espèce séparément.

ÉTUDE DE LA SPERMIOGÉNÈSE CHEZ DIVERSES ESPÈCES

Salamandra maculosa

Le développement des spermatozoïdes de cet animal a été bien étudié par Hermann (**1889-1891**), Meves (**1899**), dans des travaux qui sont restés classiques. J'aurai peu de chose à ajouter aux observations de Meves confirmées par Mac Gregor (**1899**), chez l'*Amphiuma* où les spermies

paraissent très semblables à celles de la Salamandre, et en général à celles des autres Urodèles.

Les figures de MEVES se retrouvent aisément dans toutes les préparations, mais on en trouve aussi d'autres qui ne rentrent pas dans la série établie par le savant de Kiel. Ce sont celles-là surtout que j'ai figurées dans la planche en abrégeant la série pour ne pas répéter constamment les images de MEVES.

Il faudra donc compléter cette série par les figures de l'auteur allemand. Je me trouve d'ailleurs en général d'accord avec lui sur les phénomènes essentiels. Ma description ne diffère que sur quelques points de détail.

HERMANN avait admis que le flagelle était formé par les deux corpuscules dont l'un, celui qui est annulaire, représentait un corps intermédiaire, l'autre, un corpuscule central, MEVES a montré que les deux sont d'origine centriolaire, ce qui est exact.

Il faut dire tout d'abord que la transformation des spermatides en spermatozoïdes ne se fait pas toujours avec la même rapidité, ni peut-être toujours exactement de la même manière. Elle m'a paru différer notablement chez la salamandre aussi bien que chez les tritons et chez les autres Batraciens, si l'on considère d'une part la formation des premières spermies (fin juillet) et le moment où la spermiogénèse est à son maximum (commencement de septembre). Dans le premier cas, elle est bien plus rapide; dans le deuxième, elle semble plus lente et on peut trouver plus d'intermédiaires entre les divers stades.

D'ailleurs, les divers phénomènes : évolution des corpuscules centraux, du flagelle, de l'acrosome, modification du noyau, ne se passent pas toujours avec le même synchronisme, et semblent indépendants : ainsi, dans la fig. LXX, le noyau a repris une structure de repos; il peut arriver que le même état du reste de la cellule corresponde avec un noyau où les chromosomes n'ont pas encore complètement disparu, ou encore avec un noyau qui commence à s'allonger.

On ne peut donc figurer toutes les images qui peuvent se rencontrer. Il faut se contenter de sérier quelques stades qui montrent l'essentiel dans l'évolution de chacun des organites de la cellule. Ces images ne forment pas une série schématique des phénomènes de la spermiogénèse; on ne peut constituer un schéma complet parce que les modes d'évolution sont multiples. Il faut donc étudier en particulier l'évolution de chaque organite de la cellule et on ne peut diviser l'évolution de la spermatide en périodes. Ceci dit une fois pour toutes, pour la Salamandre et

pour les autres animaux, il reste un point sur lequel je ne suis pas d'accord avec MEVES.

MEVES (**1899**) dit qu'après la télophase de la deuxième mitose de maturation, les corpuscules centraux deviennent périphériques et qu'il pousse alors un cil sur l'un d'eux. Il est exact, comme le dit MEVES, que les corpuscules centraux deviennent quelquefois périphériques (fig. 293, 294), mais ce fait n'est pas constant d'une part, et d'autre part les corpuscules centraux, d'abord périphériques, peuvent revenir se placer à côté du noyau. Le stade où la sphère peut occuper cette position est le plus souvent assez court et représenté généralement dans un petit nombre de cystes, ce qui explique qu'il ait pu échapper. La sériation, facile chez la Salamandre à cause de la disposition des cystes, ne permet pas de douter qu'il s'agisse bien de spermatides et que ce stade succède quelquefois à celui où les corpuscules centraux sont périphériques. Il y a donc un stade où le centrosome est central, renfermant les corpuscules centraux, (cf. BÜHLER (**1895**), MOORE (**1895**), BONNEVIE (**1904**). Il se produit alors une ou plusieurs multiplications des corpuscules centraux, les fig. 295, 298, LXIX et LXX, montrent une spermatide où la sphère s'est divisée en deux, mais il est des cas où elle semble se diviser davantage et où il semble se former plus de deux groupes de corpuscules centraux. Ceci n'est pas toujours facile à déterminer à cause de la difficulté de distinguer les corpuscules centraux d'une granulation quelconque, lorsqu'ils ne sont pas entourés d'un centrosome bien différencié, ce qui est fréquent. Aussi, j'ai choisi et dessiné de préférence les images où il y a un centrosome autour

FIG. LXIX. Spermatides au début chez *Salamandre*. Division du centre.

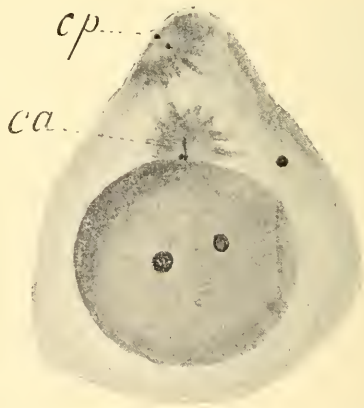


FIG. LXX. Spermatide de *Salamandra maculosa* après la division du centre. *cp*, groupe postérieur de centrioles *ca*, groupe antérieur.

des corpuscules centraux, bien que chez la Salamandre elles ne soient pas les plus fréquentes. Jusqu'ici, les corpuscules centraux ne paraissent pas sortir de la sphère ainsi que le figure MEVES à partir de sa figure 3. Il y a, à ce sujet, de grosses différences d'une cellule à l'autre, à cause de la taille variable du centrosome, quelquefois si réduit qu'il est à peine visible. Mais en général les corpuscules centraux ne sortent pas du centrosome; lorsqu'on voit un centrosome indépendant des corpuscules centraux décrits par MEVES, on y trouve aussi un ou deux centrioles ; on y voit toujours au moins un grain (fig. 298).

D'ailleurs, nous verrons chez *Alytes* que le centrosome peut se reformer autour des centrioles à tous les stades de leur évolution.

L'un des groupes de centrioles devient périphérique, entraînant quelquefois avec lui une portion du centrosome. D'autres fois, cette portion du centrosome est abandonnée, elle devient diffuse, vacuolaire comme l'a vu MEVES, et semble dégénérer complètement.

L'évolution ultérieure de ces corpuscules centraux a été bien étudiée par HERMANN (1889), puis par MEVES (1899), MAC GREGOR (1899), et je n'ai rien à ajouter à la description de ces auteurs. Un cil d'abord unique pousse sur le groupe des centrioles. Ce cil semble pousser sur le corpuscule central distal, mais il faut admettre qu'il se continue avec la centrodesmose avec le corpuscule proximal. En effet, aussitôt que le corpuscule central distal prend la forme d'un anneau, on voit très nettement le cil passer au milieu de cet anneau (fig. 300 à 303) comme l'ont figuré déjà MEVES, MAC GREGOR.

Le corpuscule proximal est le plus souvent simple, mais il peut être bilobé ou décomposé en deux grains, ainsi que le figure MAC GREGOR chez *Amphiuma*. Par la méthode de FLEMMING, il arrive que le corpuscule proximat se teinte énergiquement par la safranine, tandis que le distal prend le violet ainsi que cela a été vu par HERMANN (1891) chez la Salamandre, puis par BRANCA (1904) chez l'*Axolotl*.

Le corpuscule proximal se gonfle peu à peu et vient s'accoler contre le noyau. Le moment de cet accolement n'est pas déterminé nettement, il peut être plus ou moins précoce; le plus souvent il semble coïncider avec la fin du phénomène de rotation du noyau (fig. 299), mais il peut se produire plus tard alors que le noyau est déjà nettement piriforme (fig. 302).

Aussitôt après l'accolement, le corpuscule central proximal pénètre dans le noyau. Comme l'a figuré MEVES (1899), la membrane nucléaire devient chromatique aux environs du point de pénétration (fig. 302). Le

corpuscule central se gonfle et s'encroûte superficiellement de chromatine. La chromatine ne se confond d'ailleurs pas avec lui (fig. 304).

A mesure qu'il se gonfle, le corpuscule central prend de plus en plus l'aspect d'un nucléole, il devient très réfringent et fréquemment vacuolaire. D'ailleurs, il faut remarquer, ainsi qu'il résulte déjà partiellement des figures de HERMANN, que dès que les corpuscules centraux se gonflent, leur chromaticité apparaît comme bien plus voisine de celle des nucléoles que de celle de la chromatine. Y a-t-il modification chimique de la substance du centre cellulaire ? on ne pourrait l'affirmer, car il est bien difficile de dire quelle était auparavant la chromaticité du corpuscule central qui avait alors l'aspect d'un point auquel on ne saurait assigner de dimension.

Il résulte de l'observation de nombreuses préparations colorées par des méthodes diverses, que les corpuscules centraux gonflés avant comme après la pénétration de l'un d'eux dans le noyau, se colorent toujours à peu près comme les nucléoles et souvent exactement comme eux.

C'est lorsque le corpuscule a pénétré dans le noyau que le cil primitif se dédouble peu à peu, et que se forme la membrane ondulante. Dès le début de sa formation, le filament qui borde latéralement cette membrane arrive jusque sur le corpuscule central proximal, c'est-à-dire que le filament primitif se dédouble jusqu'à son insertion sur le corpuscule proximal, c'est-à-dire sur le noyau. Il en résulte que le dédoublement porte non seulement sur le cil qui avait poussé sur le centriole distal mais sur la partie correspondant à l'ancienne centrodesmose.

L'évolution ultérieure du corpuscule distal qui s'étire en forme de pessaire le long du filament axile, a été bien figurée par MEVES et je n'ai rien à ajouter à sa description.

L'évolution du deuxième groupe de centrioles est intéressante, parce que ce groupe a été jusqu'ici ignoré.

MEVES indique que la sphère devenue spumeuse s'applique sur le noyau qui exécute une rotation; la sphère se transforme ensuite en acrosome par l'intermédiaire d'une vacuole (idiozomblaschen) que MEVES figure d'abord comme vide, puis comme constituée d'une substance homogène. MAC GREGOR (1899) admet le même processus quoique ses figures ne soient nullement favorables à cette manière de voir : Le corps homogène et colorable qui forme l'acrosome, après s'être entouré d'une vacuole, apparaît comme étant d'emblée individualisé et on ne saisit pas son origine première d'après les figures de l'auteur. A première vue, il semble plutôt être

un corps chromatoïde conformément à ce qu'indique King (1907) chez *Bufo lentiginosus*. Je n'ai malheureusement pas pu me procurer d'*Amphiuma*, mais il me semble que chez cette espèce les choses doivent se passer comme chez les autres Urodèles à quelques différences de détail près.

La figure 22 de Mac Gregor montre contre le noyau un double grain entouré d'une aire claire qui ressemble, quoique lointainement, au deuxième groupe de centrioles, avec la centrosome qui l'entoure au début. L'origine de cet appareil n'apparaît pas nettement dans les figures de Mac Gregor.

Le centrosome juxtanucléaire semble entraîner le noyau dans sa rotation de 180 degrés (fig. 299, 300, 301) et au cours de cette rotation il change d'aspect et devient vacuolaire (fig. 300, 301). Pendant cette vacuolisation, le groupe des centrioles (1) qu'il renferme s'applique contre le noyau et devient souvent peu apparent. On le voit le plus souvent chez la Salamandre comme un simple bouton qui n'est pas sans rappeler en plus petit les images de Mac Gregor chez *Amphiuma* (fig. 301). D'autres fois, le groupe de centrioles apparaît dès le début comme deux petits points situés de part et d'autre de la vacuole et réunis par une sorte de centrodesmose (fig. 299, 300). Cet aspect est rare chez la Salamandre avant et pendant la rotation, mais on l'y trouve quelquefois. Nous verrons qu'il est de règle chez les tritons. En tout cas, sous cet aspect qui varie un peu, semble-t-il, le deuxième appareil centrosomien paraît être l'agent de la rotation nucléaire et bientot il se conduit comme un corpuscule directeur déterminant l'allongement du noyau (fig. 302, 303, etc.).

Lorsque le noyau commence à s'allonger, on trouve, à la partie qui sera le pôle antérieur un corps constitué par deux grains très fins réunis par un filament très mince (fig. 302 à 304). L'un des grains est juxtanucléaire, appliqué contre l'extrémité du noyau qui présente à ce niveau une légère dépression, l'autre, situé de l'autre côté d'une vacuole, vient généralement se mettre en contact avec la membrane cellulaire. La vacuole prend alors une forme conique (fig. 327, 304), quelquefois très nette, mais cependant moins évidente que dans d'autres espèces. D'ailleurs, les fixations fortement osmiquées employées par Meves produisent une contraction de tout l'élément d'où résulte un arrondissement de la vacuole, son contenu

(1) Souvent il paraît n'y avoir alors dans cette sphère qu'un centriole. J'ai figuré les cas où il y en a deux parce qu'on est plus sûr que c'est bien de centrioles qu'il s'agit. Il est plus rare d'en trouver deux chez la Salamandre que chez les tritons.

paraît alors souvent homogène, d'autant plus que le filament est rompu la plupart du temps.

Bientôt, le corpuscule appliqué contre le noyau se gonfle et prend une forme discoïde ou sphérulaire. Ce gonflement débute dès que le groupe corpusculaire est en contact avec le noyau, ce qui fait que, dès le début, on observe une différence de taille souvent considérable entre le corpuscule juxtanucléaire et celui qui est situé de l'autre côté de la vacuole et qui reste très petit (fig. 302, 303). Le premier est étroitement appliqué contre l'extrémité du noyau, qui est à ce point terminée par une facette ou par une petite cupule. Il est difficile de voir chez la Salamandre quels sont les rapports exacts de ce corpuscule avec le noyau. Ce qu'on peut dire de certain, c'est qu'il se colore, dès qu'il est gonflé comme les corpuscules centraux gonflés (fig. 302 à 305, 327 à 329).

Le corpuscule terminal, qui est toujours petit, devient peu à peu à peine visible, l'ensemble prend alors l'aspect d'un disque coiffant le noyau et d'où sort un filament effilé; quelquefois le filament étire en cône le disque constitué par le corpuscule juxtanucléaire (fig. 328) et on a alors, plus ou moins exactement, les images figurées par Meves (fig. 24-25-26). Je n'ai pas pu vérifier sûrement à ce stade si l'ensemble était toujours extracytoplasmique ainsi que le figure Meves.

A en juger par les figures de Mac Gregor (**1899**) et en supposant, ce qui est probable, que les choses se passent chez *Amphiuma* comme chez les autres Urodèles, le corpuscule antérieur juxtanucléaire se gonfle de façon particulièrement précoce et il est ainsi particulièrement grand chez cette espèce.

Plus tard, le corpuscule paranucléaire se confond avec le noyau devenu compact et le noyau se trouve terminé par une fine pointe effilée en fuseau. (Cf. Meves, **1899**, fig. 27, fig. lxxi). Cette pointe se continue avec le filament spiral intranucléaire comme cela a lieu chez d'autres espèces où les phénomènes sont plus nets et plus faciles à suivre.

Je tiens à faire remarquer le parrallélisme entre l'évolution du corpuscule central proximal de la partie postérieure du noyau, et celle du corpuscule juxtanucléaire antérieur pendant la formation de l'acrosome : l'un et l'autre entrent en contact intime avec le noyau, puis se gonflent. En ce moment ils ont les mêmes caractères de colorabilité; peu à peu, ils deviennent indistincts de la substance nucléaire condensée.

Évolution du noyau. — Le noyau subit des modifications fort intéressantes, mais dont je n'ai malheureusement pas pu suivre exactement

le détail chez la Salamandre; la plupart de mes préparations de cet animal datent d'ailleurs d'une époque où mon attention n'avait pas été attirée sur ce point, et ne sont pas colorées de façon à bien montrer ce qui se passe dans le noyau.

Au début de l'évolution de la spermatide, les modifications nucléaires ne présentent pas un intérêt particulier. Les chromosomes se fragmentent et se dissolvent et le noyau prend sa structure de repos : granuleuse, réticulaire ou homogène selon la fixation. Il y réapparaît un ou plusieurs nucléoles.

Lorsque la rotation nucléaire est terminée et que le noyau commence à s'allonger, il apparaît vers son extrémité antérieure un filament assez peu net et qui semble d'abord n'aller que jusque vers le milieu du noyau (fig. 302, 303) ; plus tard, il le traverse de part en part. Il semble que ce filament parte de l'acrosome en formation : je n'oserais cependant affirmer que cette disposition soit constante.

Ce filament a échappé à Meves qui, à en juger par ses figures (15 à 20) a eu sous les yeux des préparations fortement homogénéisées par l'acide osmique. Il n'est pas figuré par Mac Gregor chez *Amphiuma* où il est cependant probable qu'il existe comme partout ailleurs. De fait, il arrive quelquefois qu'on ne le voie pas : lorsque la fixation ou la coloration ne s'y prêtent pas, mais la comparaison avec ce qui se passe chez les autres espèces montre qu'on doit tenir grand compte des cas où il est évident, et qu'il a probablement une grande importance.

Fig. LXXI. Spermatide de *Salamandre*. Méthode de Benda.

Lorsque le noyau est plus allongé, il commence à subir une torsion sur lui-même, extrêmement nette et progressive. Le filament qui d'abord traversait le noyau de part en part se tord aussi (fig. 304, 305). Bref, les choses se passent comme chez l'Alytes où j'ai pu suivre plus aisément le phénomène. La forme du noyau est alors celle d'une colonne torse. Cette forme devient peu à peu indistincte lorsque le noyau s'homogénéise (fig. 306). Cette torsion a d'ailleurs échappé à tous les auteurs, du moins à ma connaissance.

L'homogénéisation du noyau est due, semble-t-il, à une concentration

du suc nucléaire dans lequel la chromatine est dissoute, et qui devient de plus en plus dense, comme en témoigne sa réfringence croissante. C'est bien, comme le dit MEVES, une déshydratation. Lorsque cette réfringence est à son maximum, le noyau se confond presque complètement avec la pointe et avec le corpuscule central qui est situé à sa partie postérieure.

LE CORPS PYRÉNOIDE. — Ce corps est généralement petit chez la Salamandre et les Tritons, aussi il est difficile de suivre son évolution. Elle semble identique à ce qu'elle est chez les autres espèces.

LES MITOCHONDRIES. — Les mitochondries sont, comme on le sait (BENDA, BROMAN), diffuses dans la spermatide ; elles se présentent constamment au début sous forme de chondriocontes assez longs. Il faut noter qu'il y a constamment production d'enclaves au cours de la spermiogénèse; ces enclaves sont surtout des vacuoles à contenu très fluide entre lesquelles les chrondriocontes sont bientôt relégués. Peu à peu les mitochondries deviennent en grande majorité granuleuses. C'est alors qu'elles se groupent autour du filament axile mais *en partie seulement* (Cf. REGAUD chez le rat contra DUESBERG). Il reste constamment un grand nombre de mitochondries dans l'appendice cytoplasmique et dans la gaine cytoplasmique qui entoure la tête (fig. LXX) (Cf. PRENANT chez les oiseaux). La condensation des mitochondries se produit autour des corpuscules centraux; le paquet mitochondial, d'abord court, s'étire lorsque s'étire le corpuscule central distal.

Triton cristatus, T. alpestris, T. palmatus

L'évolution des spermatides chez les Tritons ressemble beaucoup à celle des spermatides de Salamandre. *Triton cristatus* est plus semblable aux Salamandres, *Triton palmatus* est plus différent, du moins dans les préparations que je possède. Il semble d'ailleurs que les différences individuelles sont presque de même grandeur que celles qu'on peut observer entre deux espèces voisines.

BERTACCHINI a étudié la spermiogénèse du Triton, il pense avec HERMANN que le corps annulaire est un corps intermédiaire ce que, comme MEVES, je n'ai pas vérifié.

Comme chez la Salamandre, la première période de l'évolution spermatocytaire est marquée par une division des centrioles. L'un des groupes, constitué le plus souvent d'un seul centriole, reste près du noyau avec une portion du centrosome, l'autre groupe devient périphérique (fig. 311,

315). Souvent, cette division s'indique dès la télophase de la mitose (fig. 308, 309) avec la répartition caractéristique des deux groupes. Le pôle du fuseau se dédouble, l'un des centres devient périphérique, l'autre reste juxtanucléaire.

Comme chez la Salamandre, il semble aussi qu'il se forme plus de deux groupes de centrioles, mais je n'ai pu davantage élucider le sort des autres. Je n'ai pu suivre clairement que l'évolution des deux groupes que j'appellerai antérieur et postérieur à cause de la situation qu'ils occuperont dans le spermatozoïde à peu près terminé.

L'évolution du groupe postérieur ne diffère presque pas de ce qu'on trouve chez la Salamandre, le groupe semble rester moins de temps périphérique. Le cil se forme sur le centrosome distal, et souvent, lorsque le groupe s'éloigne de la périphérie cellulaire, il reste un grain colorable au niveau de la membrane de la cellule (fig. 318). D'ailleurs, lorsque le corpuscule distal prend la forme d'un anneau, on voit le cil s'insérer sur le corpuscule proximal en passant à travers l'anneau. On observe souvent alors, que le cil est un peu plus épais dans son trajet entre les deux corpuscules que dans le reste de sa longueur (fig. 320). On distingue ainsi la partie qui correspond à l'ancienne centrodesmose. Souvent aussi, on observe dans les stades jeunes une sorte de fuseau assez peu colorable qui a son équateur à la périphérie de l'anneau et ses extrémités sur le corpuscule proximal et le cil.

Ces images ressemblent à celles qui ont été données par Hermann (1888), mais il ne s'agit pas comme Hermann l'indique, de dérivés du fuseau de la division précédente, le corpuscule annulaire est bien un dérivé des centrioles.

Toutes ces images qui cessent bientôt d'être apparentes, semblent indiquer qu'il n'y a pas de différence fondamentale entre les diverses parties du cil, qu'elles tirent ou non leur origine de la centrodesmose; dans tous les cas, les diverses portions du cil apparaissent comme des expansions du centriole, ou du filament d'étirement entre les centrioles.

Le corpuscule proximal s'applique contre le noyau, s'y gonfle et prend un aspect nucléolaire (fig. 320 à 322), comme chez la Salamandre (fig. 304). On voit bien nettement que le corpuscule intrus repousse devant lui la chromatine. Sur les coupes transversales, il se montre bien évidemment intérieur à la membrane nucléaire.

Fréquemment il est vacuolaire comme le nucléole. Il se présente avec un aspect très semblable à celui de beaucoup de nucléoles lorsqu'il est

encroûté de chromatine (1). Il existe d'ailleurs à ce moment un ou plusieurs nucléoles dans le noyau, et ils paraissent totalement indépendants du corpuscule central.

L'évolution ultérieure ne diffère pas de ce qu'elle est chez la Salamandre. Le corpuscule proximal s'allonge de plus en plus, tandis que le filament se dédouble en deux, l'un rectiligne, l'autre flexueux, réunis par une membrane ondulante. Le dédoublement intéresse non seulement la partie supérieure du cil, mais aussi la partie qui correspond à l'ancienne centrodesmose (fig. 322, 323). Quelquefois, il m'a paru que le filament principal se continuait un peu à l'intérieur du corpuscule central proximal.

Je n'ai pas eu l'occasion de vérifier si le corpuscule central distal se contournait, s'étirait plus tard comme chez la Salamandre, ce qui paraît probable, étant donnée la similitude de la forme des spermatozoïdes adultes.

L'évolution du groupe antérieur diffère un peu de ce qu'elle est chez la Salamandre ; les différences sont même assez notables chez *Triton palmatus*. De très bonne heure, avant la rotation du noyau, le groupe prend l'aspect d'un diplocentre (avec centrodesmose) disposé perpendiculairement à la membrane nucléaire qui, en ce point, se creuse d'une fossette (fig. 311, 317). La substance du centrosome se vacuolise et dégénère souvent de bonne heure, d'autres fois, elle persiste jusqu'après la rotation du noyau (fig. 318). Le phénomène est certainement contingent. La substance de la sphère dégénère en produisant une vacuole autour du groupe corpusculaire. Celui-ci semble s'allonger et déterminer la forme conique que cette vacuole ne tarde pas à prendre, en même temps que s'effectue la rotation nucléaire (fig. 314, 316, 318, 319). Comme chez la Salamandre, le noyau ne s'allonge que lorsqu'il est situé entre les deux groupes de corpuscules (fig. 326), ce sont ces groupes qui paraissent être les agents de sa déformation, et c'est la situation de ces deux groupes à ses deux pôles qui semble déterminer son allongement.

L'évolution du groupe corpusculaire antérieur ne diffère plus à ce moment de ce qu'elle est chez la Salamandre. Le corpuscule situé en contact du noyau se gonfle, prend une forme sphéroïde (plutôt que discoïde comme chez la Salamandre) (fig. 320, 323). Pendant tout ce temps, l'autre corpuscule qui est plus gros et plus net que chez la Sala-

(1) Ceci dit, non pour établir son identité avec les nucléoles, mais pour montrer que les aspects de bien des nucléoles complexes sont dus à de simples phénomènes d'accolement, d'agglutination de la chromatine contre le nucléole.

mandre, s'applique contre la membrane cellulaire et finit souvent par faire saillie en dehors du cytoplasme, bien que, dans une série d'autres cas, il reste au contraire intracellulaire (fig. 326). Plus tard l'acrosome s'allonge bien plus que chez la Salamandre et ne se distingue plus du noyau (fig. 325). Il participe à la torsion du noyau (fig. LXXII). Cette torsion se poursuit jusqu'à l'extrême pointe du spermatozoïde. Le corpuscule le plus antérieur (distal par rapport au noyau) qui disparaît de bonne heure chez la Salamandre, reste plus longtemps visible chez *Triton palmatus* (fig. 323, 324. LXXII). Il faut remarquer que la pointe du spermatozoïde est très longue et très fine à ce stade et diffère de ce qu'on connaît chez l'adulte.

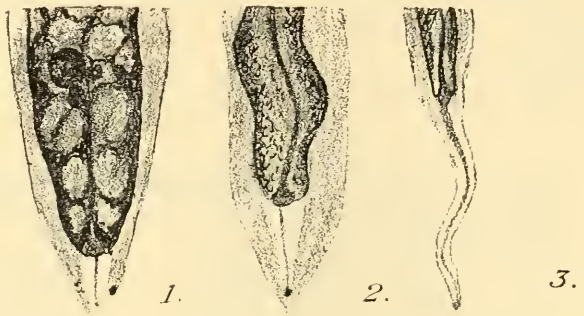


FIG. LXXII. Formation de l'acrosome chez *Triton palmatus*. On voit en 2 le corpuscule proximal gonflé se continuer avec le filament axial.

Pas plus que chez la Salamandre, je n'ai pu suivre l'évolution des autres groupes de corpuscules centraux que j'appellerai groupes accessoires. Ils paraissent dériver surtout du groupe antérieur; ils se produisent vers le moment où ce groupe n'est pas encore antérieur, mais seulement juxtanucléaire (fig. 310, 312, 313), tandis que l'autre est périphérique comme le montrent des images telles que la fig. 311 ; mais ils peuvent aussi se former en même temps que les groupes primitifs comme l'indique la fig. 150. Je pense, mais ceci n'est qu'une hypothèse que je donne sous toutes réserves, que les corpuscules accessoires s'appliquent contre le noyau comme les corpuscules antérieurs, et qu'ils déterminent en partie la déformation du noyau à sa partie postérieure, contribuant à lui donner cette forme de cône irrégulier un peu concave à sa base (fig. 326).

Des images telles que la fig. 150 sont en faveur de cette manière de voir. Il faut noter aussi que l'on expliquerait la déformation postérieure du noyau d'une manière satisfaisante et par des causes analogues à celles qui déterminent non seulement l'allongement du noyau, mais aussi tous les phénomènes de déformation et d'orientation de la cellule.

LE NOYAU. — Le noyau subit comme chez les Salamandres des transformations télophasiques banales, puis il s'y forme un filament, une sorte

de bâtonnet, qui bientôt traverse le noyau de part en part (fig. 320, 321, 322). Enfin, le noyau se tord peu à peu (fig. 321, 322) sous l'influence de ce bâtonnet semble-t-il. Cette torsion est évidemment l'une des causes de la courbure générale du spermatozoïde à partir de ce moment, et elle détermine la forme onduleuse qu'il prend souvent; elle est certainement bien plus marquée chez *Triton palmatus* que chez les Salamandres.

Je n'ai pu élucider, pas plus que chez la Salamandre, l'origine de ce filament nucléaire. Au début, il ne semble pas sans rapport avec les nucléoles, plus tard, il semble se terminer souvent, sinon constamment, sur les deux corpuscules centraux proximaux des groupes antérieur et postérieur (fig. 327). Il est très probable qu'il se forme chez Triton comme chez les autres espèces : je renvoie donc à l'étude de la spermiogénèse de l'Alytes.

Le cytoplasme. — Le cytoplasme devient vacuolaire à mesure que les spermatides évoluent. Les mitochondries, d'abord disposées sans ordre particulier, avec l'aspect de chondriocontes plus ou moins longs, deviennent granuleuses, puis se groupent en partie autour du filament principal (fig. 32). Mais ce n'est là qu'une faible part des mitochondries de la spermatide, un grand nombre restent dans la mince couche de cytoplasme qui entoure le noyau et dans l'appendice cytoplasmique qui finira par tomber et dégénérer (fig. 32). On observe aussi une condensation des mitochondries autour de la pointe (fig. LXXIII).

Fig. LXXIII. Condensation de granules du cytoplasme autour de l'acrosome chez *Triton palmatus*.

Les corps pyrénoïdes ne participent pas à la formation du spermatozoïde. On les voit rester soit dans l'appendice cytoplasmique (fig. 324), soit dans le cytoplasme pariétal au voisinage de la tête (fig. 325). Ces corps s'appliquent souvent très étroitement contre la tête ainsi que l'ont figuré A. et K. Schreiner (**1908**) chez les Myxinoïdes, mais je ne pense pas qu'ils y entrent comme le disent ces auteurs. Dans le même appendice, cytoplasmique, on trouve de nombreuses vacuoles qui se colorent bien à frais par le rouge neutre et le bleu de méthylène (fig. 322, 324). On y voit aussi, lorsque la fixation le permet, une série de canalicules qui correspondent un peu comme aspect aux canalicules de Holmgren ou à l'appareil réticulaire interne. Je n'ai jamais observé à ce stade de bâton-

nets colorables, mais seulement des canalicules ou des bâtonnets clairs, c'est-à-dire des images analogues à celles de PLATNER, PRENANT, etc., chez, Hélix. Ces canalicules ou bâtonnets se terminent par des extrémités pointues sur les préparations les mieux fixées, et sont flexueux comme de petits vermicules. L'image qu'ils forment rappelle tout à fait celles que j'ai signalées dans l'intestin de la souris (1910).

Amblystoma mexicana. (Axolotl)

Je n'ai pu me procurer que les stades jeunes de la spermiogénèse de l'Axolotl, c'étaient d'ailleurs ceux qui m'intéressaient le plus. Les élé-

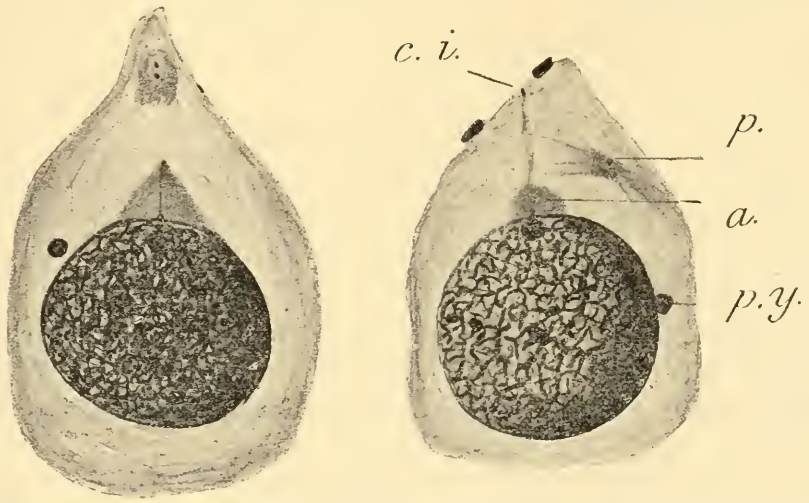


FIG. LXXIV. Début de l'évolution des spermatides chez l'*Axolotl*. *a*, groupe antérieur ; *p*. groupe postérieur de corpuscules centraux ; *py*, corps pyrénoïdes ; *ci*, corps intermédiaire.

ments sont particulièrement beaux, la sphère et le corps chromatoïde sont bien visibles. Les phénomènes ne paraissent nullement différer de ce qu'on observe chez la Salamandre. Les corpuscules centraux du groupe postérieur prennent de moins bonne heure une situation périphérique (fig. LXXIV). Leur évolution ultérieure, étudiée par BRANCA (1907) ne paraît différer en aucun point essentiel de ce qu'on voit chez les autres Urodèles.

Le groupe antérieur évolue comme chez la Salamandre (fig. LXXIV-LXXV) : le corpuscule proximal se gonfle de bonne heure et se voit souvent

comme un grain assez gros dès le début, aussitôt qu'il est appliqué contre le noyau. Je ne l'ai cependant jamais vu aussi gros que le grain figuré par Mac Gregor chez *Amphiuma*. Le corpuscule distal est toujours très petit comme chez la Salamandre; la plupart du temps, il est invisible.

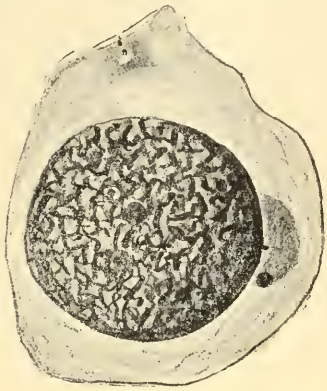


Fig. LXXV. Rotation du noyau chez *Axolotl*.

Le corps chromatoïde accompagne souvent mais non constamment le groupe antérieur dans ses déplacements (fig. LXXV).

Le groupe corpusculaire postérieur reste longtemps entouré d'un centrosome différencié. Je n'ai pas rencontré de groupe accessoire.

Bombinator igneus et pachypus

L'étude de la spermiogénèse du *Bombinator* présente un intérêt particulier, parce qu'elle peut permettre d'établir les homologies entre les diverses parties de ce spermatozoïde si singulier et les diverses parties d'un spermatozoïde ordinaire.

La spermiogénèse du *Bombinator* a été étudiée sommairement par Wagner et Leuckart (1852), puis par Von La Valette Saint-George (1885 et 1887), Broman (1900) en a fait une étude détaillée. Il a trouvé que les spermatozoïdes de *Bombinator* se forment à peu près comme Meves indique que se développent ceux de Salamandre : les corpuscules centraux deviennent périphériques et il y pousse un cil. Ils ne sortent pas du centrosome et se placent avec lui à la partie antérieure du noyau. L'idiozome se transforme en une vacuole. Il se développe dans le noyau un bâtonnet qui est l'origine de la pointe. Broman n'indique pas comment se forme cet organite. Le cil est d'abord unique, il s'applique contre le noyau lorsque s'effectue la rotation nucléaire, et se dédouble en un filament de soutien et une membrane ondulante.

Il est un certain nombre de phénomènes qui ont échappé à Broman ; il paraît avoir eu pour principal souci d'adapter au *Bombinator* les données de Meves sur la Salamandre. Broman insiste très peu sur cette formation curieuse, sur ce bâtonnet intranucléaire qu'il a cependant bien vu, et qui est, en effet, particulièrement bien visible chez le *Bombinator*.

Il n'en donne aucune interprétation. D'ailleurs, il n'a suivi ni son développement, ni ses transformations dernières. Il n'a pas figuré non plus les corps pyrénoïdes si visibles chez cette espèce.

Les spermatides de *Bombinator* passent comme celles de la Salamandre et du Triton par un stade de division des corpuscules centraux. Cette division est souvent très précoce, elle a lieu dès la télophase, de la deuxième mitose de réduction ou même dès son anaphase, bien plus fréquemment que chez la Salamandre (fig. 160). Quelquefois cependant, elle est un peu plus tardive (fig. 163).

On a chez le *Bombinator* une sécurité particulière quant à l'existence de cette division, car les corpuscules centraux ne peuvent être en aucun cas confondus avec les corps pyrénoïdes qui sont très gros et très reconnaissables (fig. 162, 163).

Tandis que chez les Tritons et la Salamandre il paraît y avoir une division multiple du centre et notamment du groupe que j'appelle antérieur de corpuscules centraux, chez *Bombinator*, je n'ai pu trouver qu'une seule division aboutissant à la formation des deux groupes antérieur et postérieur. Il n'existerait donc pas de groupe accessoire.

Il est à remarquer que l'absence de groupe accessoire chez le *Bombinator* s'accorde avec l'hypothèse que j'ai émise sur la destinée et l'utilisation de ce groupe, car chez le *Bombinator* le noyau ne s'allonge pas en forme de cône, mais en forme de fuseau, ce qui paraît être la conséquence de l'action de deux groupes directeurs seulement.

Le groupe postérieur devient périphérique et il pousse sur lui un cil (fig. 164). La situation périphérique est d'ailleurs de courte durée et le groupe muni de son cil vient s'appliquer sur le noyau (fig. 165) encore arrondi, puis le cil se rabat le long du noyau (fig. 166, 167, 168). Ce phénomène n'est pas dû, comme l'indique Broman (**1900**) à la rotation du noyau qui s'est souvent déjà effectuée antérieurement (fig. 165). Le mouvement du cil, qui paraît très rigide, est commandé plutôt par la disposition que prennent les deux corpuscules centraux, le proximal devenant antérieur, le distal postérieur (fig. 168). Les corpuscules centraux sont entourés au début d'un centrosome qui devient rapidement de moins en moins visible et qui a le plus souvent à peu près disparu lorsqu'ils viennent s'appliquer contre le noyau. Broman indique que les corpuscules centraux ne subissent aucune modification de forme, ce qui est exact dans la plupart des cas ; cependant, on voit quelquefois nettement que le corpuscule distal s'aplatit en un petit disque perpendiculairement au cil

(fig. 165), ce qui est une indication de la transformation en anneau qu'on observe chez les autres Batraciens. D'ailleurs, je n'oserais pas affirmer que ce corpuscule distal ne subit pas un étirement le long du filament axile à un stade correspondant à celui où le phénomène s'observe chez la Salamandre. Les corpuscules sont très petits et on ne peut suivre en toute sécurité ce qui s'y passe. On peut dire cependant avec Broman que le corpuscule proximal ne se gonfle pas ou presque pas comme cela s'observe chez les Urodèles, mais je crois qu'il faut se méfier en pareille matière des constatations négatives, surtout lorsqu'on a affaire à une espèce moins favorable que celle qui a servi aux constatations positives.

Le groupe corpusculaire postérieur émet très fréquemment, sinon constamment, un petit granule qui va s'attacher à la périphérie de la cellule, tout en restant relié au groupe principal par une sorte de fine centrodesmose (fig. 167, 168, 170); le tout s'entoure d'une vacuole qui devient grosse, prend le plus souvent une forme conique comme celle de la partie antérieure de la tête. Cette vacuole fait souvent un peu saillie en dehors de la cellule (Cf. Meves chez *Salamandra*, Cf. Broman). Elle a été bien vue par Leydig, La Valette Saint-George (**1875**) et Broman, mais aucun n'a signalé le fin filament qui la traverse le plus souvent, pour s'insérer sur le corpuscule situé en avant. En somme, il se forme un acrosome aux dépens du groupe corpusculaire postérieur. Ce fait est tout à fait en harmonie avec le mode de formation de l'acrosome chez les autres espèces et aussi de l'acrosome plus petit qu'on observe à la partie antérieure du noyau chez *Bombinator*, c'est une preuve de plus en faveur de l'origine centriolaire de l'acrosome.

Le groupe antérieur de corpuscules centraux devient très rapidement juxtanucléaire. Il prend comme ailleurs l'aspect d'un fin filament reliant deux corpuscules punctiformes qui s'appliquent contre le noyau perpendiculairement à sa surface.

Ce petit appareil paraît déterminer l'allongement du noyau et sa rotation. On observe souvent, comme chez les Tritons, que le corpuscule proximal se gonfle, prend la forme d'une sphérule ou d'un disque, tandis que le corpuscule distal s'effile. Le tout s'entoure d'une vacuole qui bientôt s'effile en pointe. Cette vacuole est toujours petite et assez peu visible. Comme chez les Urodèles elle atteint souvent la périphérie de la cellule.

Il y a donc chez le *Bombinator* deux acrosomes, l'un antérieur n'a plus pour ainsi dire qu'une valeur représentative et il avorte, l'autre postérieur est physiologique (fig. 165, 166, 167, 168).

Bientôt aussi apparaît le bâtonnet intranucléaire qui vient s'appuyer à l'extrémité postérieure du noyau au niveau du groupe de corpuscules. Ces corpuscules se confondent alors plus ou moins vite avec lui et cessent peu à peu d'être visibles; l'extrémité postérieure du noyau est représentée par la pointe du bâtonnet intranucléaire. Le petit appareil antérieur se confond aussi avec ce bâtonnet.

Le noyau. — Le noyau des spermatides de *Bombinator*, après avoir présenté les phénomènes habituels de la résolution des chromosomes, présente une structure vacuolaire assez remarquable, déjà figurée par Broman (1900). Je me suis efforcé, sans un complet succès, de suivre la formation du bâtonnet décrit par Broman. Il se manifeste d'abord, semble-t-il, à la partie antérieure du noyau (fig. 165) et paraît être tout d'abord en contact avec le groupe corpusculaire antérieur; ce n'est que plus tard qu'il atteindra la partie postérieure du noyau. Pendant que ce bâtonnet se développe, des grains de chromatine et des nucléoles s'agglutinent autour de lui, marquant nettement son trajet, mais empêchant aussi de le bien distinguer.

La structure du noyau devient alors très vacuolaire, de telle sorte que le bâtonnet et les granules appliqués contre lui forment une sorte de masse centrale, tandis que le reste de la chromatine est rejeté à la périphérie, ainsi que le figure Broman (1900).

Sur les coupes transversales du noyau, le bâtonnet apparaît comme un axe à section non pas toujours circulaire, mais le plus souvent ovoïde ou rectangulaire. Il devient vite très réfringent et rappelle un peu la substance nucléolaire ou celle du corpuscule central gonflé de la Salamandre. Il a l'apparence d'un corps résistant ainsi que l'indique Broman. A mesure qu'il se développe, les nucléoles disparaissent peu à peu comme s'ils contribuaient à constituer sa substance.

Ces observations et d'autres que j'ai eu l'occasion de signaler (colorabilité nucléolaire des corpuscules centraux gonflés) sont à rapprocher de celle de R. Collin (1909) qui a vu dans la spermiogénèse de *Lithobius* le nucléole participer à la formation ou plutôt au gonflement du corpuscule central.

Lorsque la chromatine se condense, à la fin de la spermiogénèse, on observe une torsion du noyau et du bâtonnet intranucléaire. Cette torsion est moins marquée que chez les Urodèles; le noyau ne se tord pas plus d'une fois et demie sur lui-même. Le bâtonnet intranucléaire participe à cette torsion et paraît en être l'agent déterminant.

Il faut remarquer dès maintenant que dans le spermatozoïde de *Bombinator*, c'est la partie postérieure de la tête qui est en avant, lorsque le spermatozoïde se déplace et la partie antérieure en arrière. Cf. (fig.166).

Le cytoplasme. — Le cytoplasme de la spermatide renferme des mitochondries filamenteuses. Elles se disposent entre les vacuoles qui bientôt encombrent le cytoplasme, elles restent ainsi éparses pendant la plus grande partie de l'évolution de la spermatide (fig. 192 à 195). Ce n'est qu'à la fin des transformations qu'on note une condensation des mitochondries autour du filament axile, en une sorte d'anneau incomplet (fig. 196 à 200). Cette condensation s'observe dans la partie postérieure ou moyenne du spermatozoïde (fig. 196 à 199) là où sera plus tard le petit pont de substance cytoplasmique qui, dans le spermatozoïde adulte, relie le filament axile au noyau. A ce moment, les mitochondries n'ont plus l'aspect de chondriocontes longs, mais de granulations arrondies ou de bâtonnets courts (fig. 199).

Celles qui restent dans l'appendice cytoplasmique se gonflent et prennent un aspect plus ou moins voisin des chondrioplastes, en même temps qu'apparaissent des vacuoles nombreuses. Ce cytoplasme résiduel est le siège de phénomènes de sécrétion assez actifs. On y voit de nombreuses boules colorables par le rouge neutre (fig. 204, 209).

Il est bon de remarquer que les mitochondries ne se groupent pas ici autour des corpuscules centraux, c'est ce qui me fait penser qu'à ce stade, le corpuscule central distal subit peut-être un allongement le long du filament axile comme chez les Urodèles, car partout ailleurs, c'est autour du corpuscule étiré que se disposent les mitochondries.

Les corps pyrénoïdes ne participent pas à l'élaboration du spermatozoïde, on les voit parfaitement indépendants du noyau ou appliqués contre lui en un point quelconque (fig. 168, 169). Plus tard, on les retrouve dans le résidu cytoplasmique appendu au spermatozoïde. On y trouve aussi un grand nombre de corps colorables au rouge neutre, et l'appareil canaliculaire de Holmgren (1).

En somme, la spermiogénèse diffère assez peu chez le *Bombinator* de ce qu'elle est chez les autres Batraciens ; la seule différence réside ne ceci : que la queue (y compris les corpuscules centraux) tire la tête derrière elle au lieu de la pousser devant; le spermatozoïde est coudé. Il se

(1) Je ne les ai pas vus rentrer dans le noyau comme A. et K. Schreiner chez Myxine.

développe pour la circonstance une pointe aux dépens du groupe corpusculaire postérieur qui, par suite de cette disposition, devient antérieur dans le spermatozoïde en marche.

Alytes obstetricans

La spermiogénèse de l'Alytes m'a présenté un sujet favorable pour l'étude de certaines formations du spermatozoïde. Je ne sais si cela est dû à ce que cette espèce est en effet particulièrement favorable, ou à ce que j'en ai eu des préparations fixées d'une manière particulièrement heureuse (1). C'est en retrouvant chez cet animal ,avec une netteté parfaite, le bâtonnet intranucléaire que je connaissais chez le *Bombinator*, et en suivant son évolution, que je me suis rendu compte de l'intérêt et de la généralité de cette formation, et que j'ai découvert le phénomène de la torsion nucléaire qui m'avait échappé jusqu'alors, ainsi qu'il a échappé aux auteurs que j'ai cités.

Les corpuscules centraux devenus excentriques (ou le plus souvent avant de le devenir) subissent une série de divisions au moins aussi complexes que chez les Urodèles et peut-être plus complexes encore (fig. 224, 225, 227). Le groupe corpusculaire postérieur devient périphérique pendant que le groupe antérieur continue à se diviser (fig. 249). Les produits de cette division, constituant le groupe accessoire, ne paraissent pas quitter le voisinage du noyau. La substance constituant le centrosome disparaît le plus souvent assez vite autour de l'un et de l'autre groupe. Quelquefois cependant, elle persiste aussi bien autour de l'un que de l'autre, et ne disparaît que tardivement. Elle peut d'ailleurs se reformer autour du groupe postérieur à tous les stades de son évolution (fig. 238, 241).

L'évolution du groupe postérieur diffère peu de ce qu'elle est chez les autres Batraciens. Il y pousse un cil; le corpuscule proximal se divise en deux, tandis que le distal s'aplatit en un anneau analogue à celui qu'on observe chez les Urodèles; cet anneau est petit, mais net.

Lorsque le groupe revient sous cette forme se mettre en contact avec le noyau, il est souvent encore entouré de la substance de la sphère attractive. Le corpuscule proximal pénètre dans le noyau, s'y gonfle beaucoup conformément au processus connu chez les Urodèles. Vers ce moment, le cil se dédouble en deux filaments très rapprochés; il n'est pas

(1) Je pense que l'espèce est en effet particulièrement favorable comme le montre ce fait que c'est chez Alytes que RETZIUS a le mieux vu le filament intranucléaire.

douteux que le dernier formé soit l'homologue du filament bordant la membrane ondulante des Urodèles, et qu'il s'agisse ici d'une véritable membrane ondulante.

Le groupe antérieur évolue d'une façon assez semblable à ce qu'on voit chez la Salamandre, c'est-à-dire que, pendant la rotation nucléaire, l'aspect habituel est celui d'un grain généralement assez gros appliqué contre le noyau et entouré d'une vacuole arrondie (fig. 225, 226). Plus tard, la vacuole devient conique, lorsque le grain appliqué contre le noyau émet un grain plus petit, réuni à lui par un filament et qui, la traversant, vient s'insérer sur la périphérie cellulaire (fig. 230, 231). Contrairement à ce qu'on observe chez le *Bombinator*, cette formation ne fait généralement pas saillie au dehors de la cellule.

Pendant que ce groupe entraîne le noyau dans un mouvement de rotation et détermine son allongement, le noyau prend des formes assez irrégulières, surtout dans sa portion qui est à la base du cône, comme s'il était tiré en plusieurs points (fig. 229, 233, 243). On observe souvent, aux angles correspondant à ces points de traction, un petit appareil qui rappelle assez le groupe corpusculaire antérieur. Je ne puis affirmer à coup sûr que cet appareil provienne du groupe accessoire, mais cela me semble cependant très probable. Ce sont des images de ce genre qui m'ont suggéré l'hypothèse que j'ai émise sur l'utilisation de ce groupe accessoire, qui élabore ici une sorte de manchette rudimentaire.

Noyau. — Le noyau avait subi rapidement les phénomènes de désintégration des chromosomes dans les préparations que j'ai étudiées (1). Il ne renferme plus dès le début que deux ou trois nucléoles et de fines granulations chromatiques dues peut-être à la précipitation par le réactif.

Tant que le noyau est arrondi, on n'observe jamais le bâtonnet intranucléaire. Dès que le noyau commence à s'allonger, ce bâtonnet apparaît vers l'extrémité antérieure du noyau (fig. 228, 233, 239). Il apparaît avec un double contour bien net, partant des environs immédiats du groupe corpusculaire antérieur, sinon de ce groupe même. Il donne l'impression d'être un fin canalicule d'origine cytoplasmique ou centrosomique qui s'enfonce dans le noyau. Il ressemble aux canalicules nucléaires des spermatogonies, ou à ceux que j'étudierai plus loin dans les canaux efférents.

Il est muni à son extrémité fermée d'un grain colorable et légèrement renflé. On ne saurait dire, étant donnée la finesse des images, si ce grain

(1) Je ne suis pas sûr que ce fait soit général, car les autres espèces montrent à ce sujet de grandes variations individuelles.

est extérieur au petit bâtonnet ou canalicule ou bien s'il lui est intérieur. Il est en général d'un diamètre supérieur à celui du canalicule.

Le tout procède rapidement (fig. 239, 240) vers le pôle postérieur du noyau, non sans s'accoler au passage à la membrane nucléaire à laquelle le bâtonnet adhère comme s'il était visqueux (fig. 237). L'appareil atteint le pôle postérieur du noyau au point d'insertion du groupe corpusculaire postérieur et il semble que le grain qui dirigeait sa croissance se confonde avec le corpuscule proximal de ce groupe.

Pendant le développement de ce bâtonnet, les nucléoles affectent souvent avec lui des rapports remarquables. On observe un ou deux nucléoles complexes accolés souvent au bâtonnet. J'ai étudié longuement ces rapports et il m'a paru qu'ils étaient de pur hasard. Les nucléoles s'accolent sans doute au bâtonnet qui paraît visqueux et se colle à tout ce qu'il touche, mais ils peuvent en rester indépendants.

Sur les coupes transversales, ce bâtonnet présente une section généralement rectangulaire, il peut être, ou non, accolé à la membrane nucléaire (fig. 246, 247, 248).

Lorsque le bâtonnet est tendu d'un bout à l'autre du noyau qui, à ce moment, est de forme approximativement conique, il commence à se tordre sur lui-même, puis en hélice (1) (fig. 238) et il entraîne le noyau dans cette torsion. Il résulte manifestement de l'examen de nombreuses figures que le bâtonnet se tord le premier. Cette torsion peut être plus ou moins marquée, elle est généralement assez considérable dès le début et se poursuit jusqu'à la fin de l'évolution du spermatozoïde. Lorsque le noyau devient homogène, on distingue encore parfaitement le filament axile. Le noyau prend alors une forme plus ou moins hélicoïde (fig. 241 à 245), c'est-à-dire qu'au lieu de se tordre sur lui-même comme une colonne mauresque, il se tord comme s'il s'enroulait sur un cône, comme un ressort.

Les deux torsions se combinent d'ailleurs plus ou moins, l'une étant la conséquence de l'autre. Dans le cas de la torsion en spirale conique, on voit nettement que l'acrosome participe à cette torsion, l'acrosome a alors la forme d'un long et fin filament un peu renflé en son milieu. Le fait qu'il participe à la torsion du bâtonnet est intéressant, car il montre que l'acrosome fait corps avec le bâtonnet. Cela semble indiquer qu'ils ont une commune origine.

(1) La torsion en hélice est la conséquence de la torsion sur l'axe. Pour s'en rendre compte, il suffit, par exemple, de tordre un tube en caoutchouc sur lui-même, il se tordra bientôt en hélice.

Lorsque le noyau est déjà très allongé, on voit souvent un des bords de la base du cône qui semble s'allonger en arrière, à la remorque d'un grain colorable, de telle sorte que la base du noyau prend une forme irrégulière qu'on peut comparer à celle de l'ouverture d'une sandale (fig. 243). Ce phénomène est plus ou moins marqué.

Vers ce moment aussi, le corpuscule proximal du groupe postérieur commence à se gonfler comme cela s'observe chez la Salamandre. J'ai dit que fréquemment ce corpuscule était dédoublé en deux grains; c'est alors le grain antérieur seul qui se gonfle pour occuper une partie de la tête du spermatozoïde comme chez la Salamandre. Le grain postérieur reste indépendant de la masse nucléaire (fig. 242, 243, 245).

Cytoplasme. — L'évolution des organites du cytoplasme ne diffère pas de ce qu'elle est chez les autres espèces; les mitochondries se condensent vers la base du flagelle lorsque le noyau est déjà très allongé. Les corps pyrénoïdes, bien visibles chez l'*Alytes*, restent dans le cytoplasme aux environs de la tête ou dans l'appendice cytoplasmique, et dégénèrent, semble-t-il.

Bufo vulgaris et B. calamita.

Les spermatozoïdes des crapauds sont très semblables en plus petit à ceux des Tritons et des Urodèles et leur mode de formation est assez analogue.

La spermiogénèse a été étudiée par Bühler (1895) sur *Bufo vulgaris*, par King (1907) sur *Bufo lentiginosus*, par Cerutti (1905) (1). Le fait le plus remarquable signalé par King est la formation de l'acrosome aux dépens d'un acroblaste qui, d'après la description de l'auteur, paraît être un corps pyrénoïde. Ce corps existe en effet depuis les spermatogonies, se divise aux mitoses réductrices et King a eu le mérite de suivre très exactement son évolution, à travers les divisions spermatocytaires, mais c'est un peu gratuitement qu'elle en a coiffé ensuite le spermatozoïde (2).

La spermiogénèse des crapauds indigènes (*Bufo vulgaris*, *B. cala-*

(1) Je n'ai pas pu me procurer le travail de Cerutti.

(2) Je ne suis pas certain cependant qu'il n'y ait pas quelque chose de vrai dans la théorie de King. Certaines images observées chez la Salamandre, les grenouilles me font penser qu'un corps pyrénoïde contribue peut-être non pas à la formation de la pointe entière, mais d'une partie de la pointe, celle que Retzius nomme Widerhakenstück. Je n'ai pu acquérir la certitude que cela soit vrai, je me réserve de reprendre ce point plus tard à l'aide d'un objet plus favorable.

mita) (je n'ai pas eu l'occasion d'étudier d'autres espèces) se fait suivant les mêmes processus que chez les Tritons, sauf que les éléments sont beaucoup plus petits, ce qui rend cette étude très pénible.

Les divers éléments de la structure ne sont pas dans le même rapport de grandeur que chez le Triton, ce qui fait qu'il m'a paru intéressant de figurer les divers stades. D'ailleurs les mêmes phénomènes essentiels s'observent : division multiple des centres, rotation du noyau sous l'influence du groupe corpusculaire antérieur (représenté par un corpuscule souvent unique), production d'un bâtonnet intranucléaire, torsion du noyau. Il serait superflu de décrire tout cela une fois de plus.

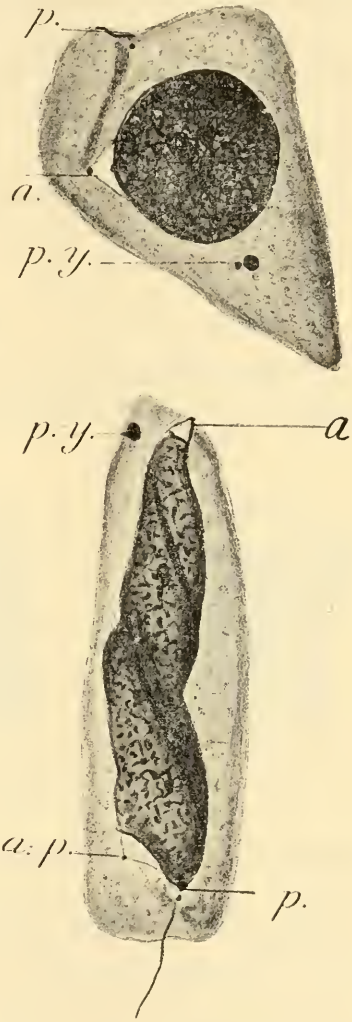


FIG. LXXVI. Stades de l'évolution des spermati. des chez *Bufo vulgaris*; *py*, corps pyrénoïde ; *a*, groupe antérieur ; *p*, groupe postérieur de centrioles ; *ap*, groupe accessoire (?)

Comme chez l'*Alytes*, on observe diverses déformations de la partie postérieure du noyau, mais moins marquées.

FIG. LXXVII. Spermatide de *Bufo vulgaris* avec axostyle.

Comme ailleurs les mitochondries se groupent autour de la base du flagelle. J'ignore s'il y a étirement du corpuscule central distal, à cause de la petitesse des éléments ; la chose me paraît probable, parce que les mitochondries groupées d'abord autour du corpuscule annulaire s'étirent ensuite en une pièce intermédiaire un peu allongée, mais jamais autant que chez *R. temporaria*, *Hyla*. Les corps chromatoïdes

ou pyrénoïdes ne participent pas à la formation du spermatozoïde. A vrai dire, on en voit souvent aux environs de la partie antérieure du noyau, mais je ne les ai jamais vus s'accoler au noyau. Leur présence en cet endroit est due sans doute à ce qu'il y a très souvent là une zone cytoplasmique assez vaste. D'ailleurs, on les trouve aussi fréquemment dans l'appendice cytoplasmique situé à la partie postérieure du spermatozoïde.

La comparaison avec les autres espèces, notamment avec *Alytes* et *Bombinator*, où ces corps se distinguent mieux des autres granulations, suffirait à lever tous les doutes.

Hyla arborea

J'ai pu étudier surtout, chez la rainette, les premiers stades de l'évolution des spermatides. Cette évolution ne diffère guère de ce qu'elle est chez le crapaud ; les éléments sont encore plus petits.

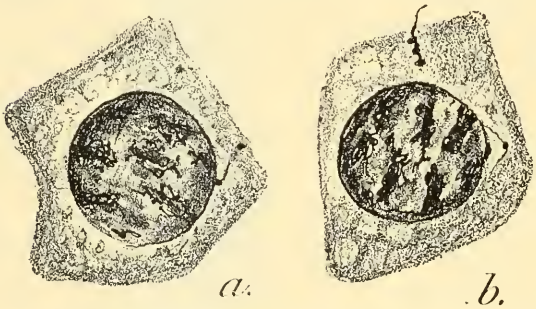


FIG. LXXVIII. Jeunes spermatides chez *Hyla* ; *a*, formation des deux groupes de centrioles ; *b*, rotation du noyau.

Les divisions des corpuscules centraux au début sont cependant bien visibles (fig. LXXVIII et LXXIX). Ces corpuscules sont assez gros, c'est-à-dire très gros par rapport à la taille de l'élément. On voit aussi se former un bâtonnet intranucléaire (fig. LXXX) qui entraîne le noyau dans sa torsion. Cette torsion est sans doute la cause de la forme recourbée des spermatozoïdes. La condensation de mitochondries autour du flagelle se fait sur une assez grande longueur, ce qui fait que le spermatozoïde possède une pièce intermédiaire granuleuse assez longue. Il est probable qu'il y a corrélativement un étirement considérable du corpuscule distal.

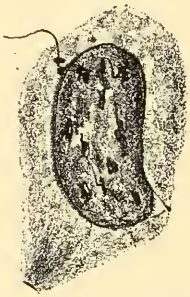


FIG. LXXIX. Spermatide de *Hyla arborea* après la rotation du noyau.

FIG. LXXX. Spermatide assez évoluée chez *Hyla*. Axostyle.

Rana esculenta

Les spermatozoïdes de *Rana esculenta* ont un aspect particulièrement massif, leur tête a l'aspect d'un bâtonnet court, souvent même elle reste globuleuse ainsi que l'a indiqué Ballowitz (1890).

On observe très souvent, presque constamment, une division précoce du corpuscule central, dès l'anaphase de la deuxième division réductrice; l'un des corpuscules restant central, l'autre devenant périphérique, chacun entraîne une portion du fuseau, ce qui donne lieu à des images telles que les figures 273, 275, 276, 277.

Il paraît évident que ces deux corpuscules représentent : l'un, le futur groupe corpusculaire postérieur, l'autre, le futur groupe antérieur.

Il ne paraît pas exister chez la grenouille verte de groupes accessoires. La rotation du noyau s'effectue comme d'habitude. Le groupe corpusculaire antérieur et l'appareil qui en dérive paraissent s'atrophier de bonne heure (fig. 282 à 286).

On observe à la partie antérieure de la tête un granule très petit, figuré déjà par Broman et qui manque d'ailleurs souvent. C'est le seul représentant de l'acrosome.

Le groupe postérieur évolue comme chez les autres Batraciens; le corpuscule proximal est formé le plus souvent d'un double grain dont le plus antérieur pénètre dans le noyau et s'y gonfle (fig. 282 à 287), tandis que le postérieur prend la forme d'un anneau (fig. 280, 287). Cet anneau paraît rester tel quel par la suite et ne semble jamais s'allonger.

Il se forme aussi un filament intranucléaire qui est peu visible et disparaît vite. Le noyau subit une torsion assez peu apparente et qui peut manquer (fig. 285, 286).

Les mitochondries se condensent autour du flagelle, au-dessus du corpuscule central annulaire, contre lequel elles se tassent en un corps mitochondrial court et compact qui devient bientôt homogène (fig. 287). Ce qui est le plus remarquable dans cette évolution, c'est l'existence d'un filament intranucléaire pour ainsi dire rudimentaire (fig. 285, 286).

Rana temporaria

La spermiogénèse de *Rana temporaria* a été étudiée autrefois par Von La Valette Saint-George (1875), Bertacchini (1889-1895), puis par Benda (1898), Retzius (1906), Broman (1907) (1).

(1) Pour la littérature, voir Broman.

Ce dernier auteur a appliqué à la grenouille rousse les données de MEVES chez la Salamandre. Je ne puis confirmer plusieurs des faits avancés par BROMAN.

Il dit que le noyau s'allonge au-devant des corpuscules centraux (du groupe postérieur, le seul dont il est question), migrent passivement, attirés par le noyau, ce qui me paraît inexact.

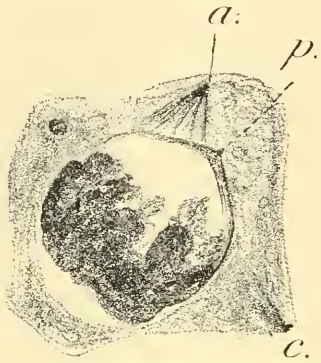


FIG. LXXXI. Télophase de la deuxième mitose chez *Rana temporaria*. Dédoublement du fuseau et situation des deux groupes de centrioles. *C*, corps intermédiaire ; *a*, groupe postérieur ; *p*, groupe antérieur.

FIG. LXXXII. Jeune spermatide de *Rana temporaria* (deux groupes de centrioles).

FIG. LXXXIII. Jeune spermatide chez *Rana temporaria* (rotation du noyau).

On observe souvent, au début de la spermiogénèse, une déformation du noyau due au groupe corpusculaire antérieur que BROMAN ne figure pas. Cette déformation se produit souvent, lorsque le groupe antérieur est encore au pôle postérieur du noyau, celui-ci n'ayant pas encore exécuté sa rotation. BROMAN décrit bien entendu, la formation de l'acrosome aux dépens de l'Idiozomblaschen, quoique dans aucune de ses figures on ne voie d'idiozome. Le filament flagellaire est simple selon lui.

FIG. LXXXIV. Spermatide chez *Rana temporaria* (l'acrosome reste latéral).

Quoique la grenouille rousse soit un objet parfaitement détestable à cause de la petitesse des éléments, j'ai pu m'assurer que les choses ne s'y passent pas autrement qu'ailleurs. La division des corpuscules en deux groupes est souvent très précoce comme chez *Rana esculenta*, elle peut avoir lieu à la télophase de la mitose II (fig. LXXXI). On ne voit pas très bien, à cause de la petitesse des éléments, ce qui se passe dans le groupe antérieur, cela ne diffère pas sans doute de ce qui s'observe ailleurs. La rotation du noyau s'effectue comme d'habitude (fig. LXXXII et LXXXIII). Il est l'agent de la déforma-

tion nucléaire que BROMAN a observée, et qu'il a cru être due à ce que le noyau va au-devant des corpuscules centraux.

Il est exact, comme le dit BROMAN, que l'appareil antérieur reste un peu latéral (fig. XXXIV), ce qui explique peut-être la situation latérale de l'acrosome.

Je me demande si le corps latéral que BROMAN appelle acrosome est bien homologuable à la pointe, et s'il n'est pas formé aux dépens du corps chromatoïde, étant alors comparable au Widerhakenstück de la Salamandre. Il faudrait un objet plus favorable que la grenouille pour résoudre avec certitude cette question.

Le groupe corpusculaire postérieur évolue comme BROMAN l'a figuré, c'est-à-dire comme chez la Salamandre (fig. LXXXIV). Pas plus que chez les crapauds, je ne pourrais dire si le corpuscule distal s'étire en anneau ou non à la fin de la spermiogénèse, cela me paraît cependant probable. Le corpuscule proximal se gonfle probablement comme chez la Salamandre, car la partie postérieure de la tête des jeunes spermatozoïdes ne se colore pas comme la partie antérieure (Cf. BROMAN).

FIG. LXXXV. Spermatide chez *Rana temporaria*. Torsion et spirostyle.

FIG. LXXXVI. Spermatide chez *Rana temporaria*. Torsion.

Il paraît exister un groupe accessoire de corpuscules centraux dont je n'ai pu exactement déterminer l'évolution. En tous cas, on observe des déformations du noyau à sa partie postérieure comme chez *Alytes*. Il existe un bâtonnet intranucléaire petit et peu visible (fig. LXXXV et LXXXVI) et les spermatides subissent une incontestable torsion. On observe quelquefois un grain au point où le flagelle sort du cytoplasme, comme chez *Rana esculenta*, *Triton*, etc.

Les mitochondries se voient bien, elles se groupent d'abord autour du corpuscule central annulaire, puis autour du flagelle, sur une grande longueur. Ce phénomène qui ne s'observe pas seulement ici, mais aussi chez les autres espèces, est de nature à faire penser que ce dernier groupement accompagne un étirement du corpuscule central qu'on ne peut voir. Le

flagelle est composé de deux filaments très rapprochés réunis par une gaine. (Cf. Retzius (1906) *contra* Broman.) Seulement le tout est très petit et très difficile à voir.

LA SPERMIOGÉNÈSE EN GÉNÉRAL

Si on essaye de réunir en une sorte de schéma les notions énumérées dans les chapitres précédents, on se rend immédiatement compte que les différences d'espèce à espèce sont plus apparentes que réelles et n'ont rien de fondamental.

J'appellerai tout d'abord l'attention sur l'impossibilité où l'on est de diviser justement l'évolution des spermatozoïdes en périodes, comme le font la plupart des auteurs, (Meves, Broman, etc).

J'ai insisté déjà sur ce fait que les diverses transformations ne se font pas toujours avec le même synchronisme. L'évolution des spermatides ne se fait pas avec la rigoureuse discipline qu'on souhaiterait et qui en simplifierait beaucoup l'étude; chaque cellule évolue pour son compte avec une certaine fantaisie individuelle et arrive cependant au résultat final.

Il faudra donc, au lieu de diviser l'évolution en périodes, étudier séparément, comme nous l'avons fait pour chaque espèce, le sort des divers organites de la cellule. Même en procédant de cette façon, il y a des variantes importantes, ce qui nous a obligé, dans les descriptions précédentes, à ne pas préciser d'une façon absolue et à dire par exemple : les corpuscules centraux évoluent *habituellement* de telle façon.

Les corpuscules centraux

Les corpuscules centraux, et en général, le centre cellulaire a le rôle le plus important dans cette évolution. Ici comme ailleurs, il apparaît comme le centre directeur des mouvements intérieurs de la cellule. Il se divise d'abord un certain nombre de fois, donnant deux groupes principaux de corpuscules et un groupe accessoire qui peut manquer chez certaines espèces, ou être plus ou moins bien représenté.

Le groupe postérieur produit un flagelle primitivement unique qui se dédouble ultérieurement en deux parties : le filament axile et une membrane ondulante limitée par le filament accessoire. (Randfaden, des

auteurs allemands). Ce filament, bien visible chez les Urodèles, est petit chez les Anoures, et la membrane ondulante est peu développée. Elle existe cependant.

Le flagelle apparaît tout d'abord sur le corpuscule distal, puis bientôt, à mesure que le groupe se rapproche du noyau, le corpuscule distal prend la forme d'un anneau ; on voit alors le flagelle se continuer jusqu'au corpuscule proximal en traversant cet anneau. Souvent, on distingue dans le cil la partie qui correspond à l'ancienne centrodesmose. Lorsque le cil se dédouble pour former la membrane ondulante, le dédoublement intéresse aussi cette partie. Ce phénomène est net chez les Urodèles, il peut s'observer aussi chez *Alytes;* il doit exister ailleurs, mais les éléments sont souvent trop petits pour qu'on puisse bien voir.

Le corpuscule proximal entre en contact avec le noyau, y pénètre et se gonfle plus ou moins suivant les espèces; il devient la plupart du temps énorme, légèrement vacuolaire, rappelant par sa colorabilité les nucléoles ordinaires. Le corpuscule distal peut ou non s'étirer en un pessaire, puis se dédoubler, l'une des moitiés glissant le long du filament axile. Le fait de l'étirement paraît assez général pour qu'on en suppose l'existence lorsque les éléments sont trop petits pour qu'on puisse le voir. Cependant la grenouille verte fait exception et peut-être aussi *Bombinator*, *Alytes*. *L'étirement du corpuscule central distal est donc un phénomène d'importance secondaire.*

Chez le *Bombinator*, le groupe postérieur fournit une pointe, un acrosome, à cause de la disposition particulière du flagelle sur le noyau. Cela n'empêche pas la production, éphémère il est vrai, de la pointe antérieure habituelle.

L'existence d'un groupe corpusculaire antérieur a été généralement méconnue, ce qui tient à ce que l'on n'a pas l'habitude de chercher deux groupes de corpuscules centraux dans une même cellule. Il est cependant des cas (en dehors des cellules géantes) où il existe bien certainement deux sphères, notamment dans diverses cellules glandulaires. L'idée de corpuscules centraux antérieurs a cependant été émise. Niessing (1897), notamment avait admis que les corpuscules centraux formaient la pointe, mais comme le travail de Niessing contient d'autres assertions qui n'ont pas été vérifiées, il est généralement peu cité. Platner et Moore admettent la participation de centrioles à la formation de l'acrosome ainsi que Buchner (1909).

Le groupe corpusculaire antérieur devient d'emblée juxtanucléaire,

souvent dès la télophase de la deuxième mitose de maturation, et paraît adhérer au noyau qu'il entraîne dans sa rotation. Il est aussi l'agent de la déformation du noyau, concurremment avec le groupe postérieur. Toujours, le noyau se déforme vers l'un ou l'autre de ces corpuscules. La déformation commence généralement par le pôle antérieur, parce que le groupe corpusculaire postérieur n'est pas encore au contact du noyau; elle peut commencer (*Rana*, *Triton*, etc.) avant la rotation du noyau.

Le corpuscule de ce groupe qui est appliqué contre le noyau se gonfle fréquemment comme cela a lieu pour le corpuscule proximal du groupe postérieur. Il semble, par l'exemple bien net de l'*Alytes*, que ce soit de lui que parte le bâtonnet intranucléaire avec lequel il finit d'ailleurs par se confondre chez la plupart des espèces où l'on peut suivre exactement les phénomènes. L'autre corpuscule, ainsi que la centrodesmose qui les réunit tous deux, peut avoir un sort variable : ou bien la centrodesmose s'allonge en une pointe fort longue (*Triton*); ou bien au contraire, elle s'atrophie plus ou moins, donnant lieu à une pointe courte, quelquefois représentée par un simple grain (*Rana esculenta*). Lorsque cette pointe est longue, elle participe à la torsion du noyau et du filament intranucléaire, ce qui indique bien que ce dernier fait corps avec la pointe, avec l'appareil centrosomien antérieur (1).

Le groupe corpusculaire accessoire est contingent. Il peut être aussi composé de corpuscules plus ou moins nombreux. Son rôle, lorsqu'il existe, paraît être de diriger les modifications de la partie postérieure du noyau. On ne voit d'ailleurs pas bien à quoi ces déformations du noyau peuvent servir. Ce phénomène semble contingent, variable suivant les espèces et peut-être suivant les individus; il apparaît comme dû à une activité de luxe des corpuscules centraux, témoignant seulement de leur grande faculté de multiplication au cours de la spermiogénèse.

Le bâtonnet intranucléaire (Spirostyle)

La formation d'un bâtonnet dans le noyau est un fait général chez les Batraciens, de même que la torsion nucléaire déterminée par ce bâtonnet. Cette torsion peut d'ailleurs être plus ou moins marquée selon les espèces et même chez un même individu. Doit-on penser qu'elle a partout la même origine que chez l'*Alytes*? La chose est probable, sinon certaine. En tous cas, il est intéressant de noter que, chez toutes les espèces, il existe, à

(1) Je réserve la question de l'origine du crochet (Widerhakenstück).

un certain moment, un filament qui unit les deux groupes de centrosomes à travers le noyau. Ce filament paraît, sans qu'on puisse l'affirmer d'une façon précise, être un dérivé des corpuscules centraux.

La torsion du noyau est un phénomène général qui paraît très important. Il est à remarquer que cette torsion, très marquée chez certaines espèces où l'on peut penser qu'elle détermine la forme spiroïde du spermatozoïde, est à peine marquée chez d'autres (*Rana esculenta*) où elle n'a aucune raison connue d'exister; elle est là comme le vestige d'un processus utile ailleurs.

Cette torsion est déterminée par le filament intranucléaire.

Les déformations et les mouvements du noyau : rotation, allongement, torsion, changements de la partie postérieure, paraissent toujours passifs, et ici comme ailleurs, ce sont les corpuscules centraux et leurs dérivés qui paraissent présider à tous ces mouvements internes de la cellule et jouer leur rôle habituel de corpuscules d'orientation.

Nature des mouvements de la spermiogénèse

On peut dire avec Broman que c'est par un tactisme que les corpuscules centraux viennent s'appliquer contre le noyau, que c'est par un tropisme que le noyau se retourne. Ces expressions ne sont pas bien explicatives; lorsqu'on les aura employées, on n'aura pas mieux compris les raisons qui font que le tactisme des corpuscules centraux pour le noyau, d'abord négatif, devient positif plus tard. Elles ont le mérite incontestable de s'efforcer de rapprocher vaguement les phénomènes qu'on observe dans la spermiogénèse de phénomènes connus dont nous entrevoyons l'explication physico-chimique, elles ont par contre l'inconvénient de compliquer le langage sans grande utilité (1).

Il est plus intéressant, à mon avis, de rapprocher ces phénomènes d'attraction et de répulsion successifs qui s'observent entre les corpuscules centraux d'une part, entre les corpuscules centraux et le noyau d'autre part, de ceux que l'on rencontre pendant la mitose. Nous avons vu qu'il fallait admettre que l'action des centres sur les chromosomes était tantôt

(1) Je ferai remarquer que dire : les corpuscules centraux ont un tactisme positif pour le " noyau " n'est que la traduction en langage barbare de cette expression : les corpuscule centraux s'approchent du noyau. Le mot tactisme ne saurait être employé seul, ni sous les formes de centrotactisme, de nucléotactisme, etc. C'est alors " une vertu dormitive ". Si l'on peut dire qu'il y a chimiotactisme, par exemple, c'est fort bien, parce qu'alors on ajoute à la notion du mouvement celle que la cause du mouvement est d'ordre chimique, mais il faut prouver alors le déterminisme chimique de ce mouvement.

attractive, tantôt répulsive. Le fait que les centrioles des spermatides s'éloignent du noyau, puis s'en rapprochent est de même ordre. Le phénomène de rotation du noyau, dans lequel le groupe antérieur accolé à lui l'entraîne en s'éloignant de l'autre groupe de corpuscules centraux, ne diffère pas essentiellement du phénomène de séparation des corpuscules centraux au moment de la prophase. En somme, le mécanisme de la spermiogénèse semble être de même essence que le mécanisme de la mitose.

Rôle du cytoplasme

Le cytoplasme contribue peu à l'élaboration du spermatozoïde ou plutôt n'y contribue que passivement et partiellement : les mitochondries se condensent autour de la partie inférieure du flagelle par un phénomène qui n'est, semble-t-il, qu'un cas particulier de leur groupement fréquent autour des corpuscules centraux. Il n'y a d'ailleurs qu'une faible partie des mitochondries de la spermatide qui participent à ce groupement (fig. 197, 199); il en est un certain nombre qui restent autour de la tête, d'autres qui restent dans l'appendice cytoplasmique qui tombera plus tard.

Les corps pyrénoïdes ne participent généralement pas à la formation du spermatozoïde, on les trouve constamment dans l'appendice cytoplasmique ou dans le cytoplasme qui entoure la tête. Les cas du *Bombinator*, de l'*Alytes* où ils sont bien visibles, ne laissent aucun doute à cet égard.

On peut en dire autant de l'appareil canaliculaire de Holmgren qui reste dans l'appendice cytoplasmique. Si cet appareil est homologuable au réseau interne de Golgi, on ne voit pas, comme l'indique Perroncito, qu'il participe à la formation de la pièce intermédiaire.

Je n'ai pu réussir de bonnes préparations de spermiogénèse de Batraciens avec la méthode de Golgi. Je ne puis donc non plus contredire ce qu'il a avancé; j'ai pu d'ailleurs le vérifier dans ses préparations que j'ai eu l'occasion de voir et qui sont très démonstratives. J'ai eu, chez diverses espèces, de bonnes images sous forme de canalicules ou de filaments fins pointus et clairs, analogues à ceux que Platner (1885), Prenant (1888) ont décrit chez *Hélix* et que ce dernier auteur a vus, comme moi, rester dans l'appendice cytoplasmique. Je dois dire qu'il se peut cependant qu'une partie des filaments de ce genre qui existaient dans la spermatide se groupent autour de la pièce intermédiaire ; comme je n'ai eu que des images

en clair de cet appareil, ils auraient pu m'échapper. Il n'en reste pas moins vrai que la majeure partie reste dans le cytoplasme résiduel.

Il n'est d'ailleurs nullement démontré que l'appareil réticulaire de Golgi se superpose exactement à l'appareil canaliculaire de Holmgren. La méthode de Golgi, comme toutes les méthodes de précipitation et réduction d'un sel métallique, ne peut être considérée comme certainement spécifique et j'ai éprouvé que ses résultats sont assez variables.

Le cytoplasme est-il appelé à dégénérer dans toutes les parties qui n'ont pas été directement utilisées pour la formation du spermatozoïde, dans toutes les parties qui n'ont pas servi à constituer la pièce intermédiaire? Je ne le pense pas. Il est bien difficile d'affirmer à coup sûr qu'il reste autour de la tête une très mince gaine de cytoplasme, mais je crois qu'on doit l'admettre. L'existence de filaments spirales extérieurs à la tête chez divers animaux, montre qu'une couche cytoplasmique existe quelquefois. Chez les animaux à grandes cellules, on voit la couche cytoplasmique persister très longtemps autour de la tête, puis s'amincir peu à peu, mais elle ne dégénère pas. J'ai pu m'assurer que cette gaîne était entraînée par la torsion du noyau, ce qui explique la disposition spiralée des appareils extérieurs au noyau, décrits chez certains animaux. Le spermatozoïde traîne encore un moment le résidu cytoplasmique derrière lui, mais ce cytoplasme se liquéfie vite.

Le spermatozoïde débarrassé de ce cytoplasme résiduel apparaît donc comme constitué : 1° de tout le noyau de la spermatide; 2° d'un certain nombre de corpuscules centraux et de dérivés corpusculaires : acrosome, flagelle, bâtonnet axial; 3° d'une partie du cytoplasme qui comprend surtout des mitochondries, mais aussi du cytoplasme hyalin intermitochondrial et peut-être une gaine autour de la tête : si peu qu'il y en ait, on est obligé de supposer qu'il en reste. Il ne s'agit plus que de distinguer dans cet ensemble la portion motrice et la portion passive, la portion transportée à qui seule doit sans doute être accordée une valeur héréditaire.

La signification des diverses parties du spermatozoïde

Comparaison des spermatozoïdes de Batraciens entre eux, et avec ceux d'autres animaux. — Les spermatozoïdes des Batraciens qui paraissent très différents lorsqu'on étudie les formes définitives, paraissent très semblables quand on étudie leur histogénèse. Ils comprennent tous les organes suivants dont les proportions relatives varient seules. Une

tête, comprenant l'acrosome, le noyau, la baguette axiale. On a le droit de supposer, en outre, qu'il reste autour du noyau une mince enveloppe de cytoplasme. Les filaments observés par RETZIUS (**1906**) autour de la tête chez *Axolotl* paraissent devoir être interprétés comme appartenant à cette enveloppe cytoplasmique. Il ne semble pas que cette gaine renferme des mitochondries comme cela a été observé chez les Reptiles (PRENANT **1899**), les Sélaciens, les Crustacés (KOLTZOFF **1906**). Il ne paraît y avoir qu'une couche très mince de cytoplasme hyalin qu'on ne distingue généralement pas sur le spermatozoïde adulte. D'après la description que j'ai donnée de sa genèse, l'acrosome apparaît comme un dérivé des corpuscules centraux, comme une expansion de ces corpuscules. Il ne diffère pas du flagelle d'une façon fondamentale. C'est une sorte de flagelle immobile et modifié (1). Cette idée est beaucoup moins paradoxale qu'elle ne paraît à première vue.

Dans l'hypothèse d'HENNEGUY-LENHOSSEK généralement admise et maintes fois vérifiée, les cils sont homologables au flagelle des spermatozoïdes et les corpuscules basaux peuvent être considérés comme des dérivés des corpuscules centraux. L'existence de dérivés périphériques des centrioles qui émettent des expansions diverses, paraît un phénomène très général, elle a été admirablement illustrée par MEVES (**1908**) dans la spermatogénèse de l'abeille.

Or, on connaît de nombreux cas d'expansions ciliaires qui se transforment en des appareils divers, très différents par leur aspect et leur rôle, des cils vibratiles : cônes et bâtonnets de la rétine, cellules sensorielles, etc (2).

C'est de ces formations que je rapproche l'acrosome.

L'acrosome prend alors une signification très simple, la signification d'une sorte de cil immobile.

Cette signification est éclairée par la comparaison avec d'autres spermatozoïdes. PRENANT (**1913**) insiste sur l'intérêt des formes de spermatozoïdes comme ceux de divers Turbellariés des Cirripèdes qui rappellent les spirilles. Je pense que ces spermatozoïdes et que les spirilles eux-mêmes ne sont pas essentiellement différents des spermies des Batraciens.

Sans s'éloigner autant des Amphibiens, on peut rappeler aussi que BALLOWITZ (**1905**) a décrit une couronne de cils antérieurs chez Pétro-

(1) C'est au moins un flagelle modifié ou un appareil comparable à un flagelle qui constitue la pointe, je réserve toujours la question du crochet.

(2) L'exemple de MEVES (**1908**) prouve que les expansions des corpuscules centraux peuvent aussi avoir d'emblée un autre aspect que celui d'un cil ou d'un flagelle, et d'une forme assez compliquée.

myzon. A ces cils doivent être annexés des corpuscules basaux, par conséquent des formations dérivées sans doute des corpuscules centraux.

Je pense donc qu'on peut admettre que l'acrosome est un dérivé centriolaire, une sorte de cil immobile. Quelle est la fonction de ce cil? L'explication qu'on en donne en l'interprétant comme perforateur est simplement enfantine et grossièrement mécanique. L'acrosome ne paraît pas plus solide que le reste de la tête et son inégal développement chez la Grenouille et le Triton, par exemple, ne s'explique nullement par des différences de résistance des œufs, dont le cytoplasme ne paraît pas tellement impénétrable. J'ai plutôt l'impression que cet appareil, qui est toujours antérieur dans le mouvement du spermatozoïde (1), a pour rôle d'être impressionné par les substances qui déterminent le chimiotactisme du spermatozoïde pour l'œuf, ou, d'une façon plus générale, par les causes qui déterminent la direction du mouvement du spermatozoïde; on peut le comparer à un cil chémo-récepteur, olfactif ou gustatif, ou plus généralement à un cil sensoriel (2).

La baguette axiale de la tête est une formation tout à fait générale et parfaitement constante, bien que souvent on ne la voie plus dans les spermatozoïdes complètement formés. Il est certain que les images de Retzius (**1906**) chez *Pleurodeles Waltii*, *Bufo*, *Alytes*, se rapportent à cette baguette. Les images de filaments continuant l'acrosome dans la tête, mais incomplètement chez *Salamandra maculosa*, *Triton cristatus*. (Retzius **1906**) sont des images incomplètes de cet appareil.

Au début, il semble partir du corpuscule central proximal du groupe antérieur. Peut-on le considérer comme un annexe des corpuscules centraux rappelant une racine ciliaire? Ce serait alors une racine qui aurait poussé d'une façon tout à fait anormale par rapport au flagelle auquel elle ne se rattache que secondairement. Il faut noter la présence, observée par Retzius chez *Alytes* et que j'ai pu vérifier quelquefois (fig. 242) de deux appareils semblables, dont l'un semble en relation avec le flagelle, l'autre avec l'acrosome.

Faut-il considérer cette baguette axiale comme une sorte de canalicule nucléaire renfermant de la substance protoplasmique et non de la substance issue du centrosome? Cette manière de voir a pour elle la ressemblance entre le bâtonnet axial en formation, et de fins canalicules

(1) Le cas du *Bombinator* dont le spermatozoïde coudé au niveau de la pièce intermédiaire, présente à ce niveau un acrosome, est assez démonstratif à cet égard.

(2) Je n'ai pas pu réaliser encore quelques expériences que j'ai commencées pour déterminer ce point avec certitude.

nucléaires tels que celui de la figure XXV. Remarquons que l'une ou l'autre interprétation introduit dans la tête du spermatozoïde, dans la partie qui joue le rôle essentiel dans la fécondation, une portion importante de cytoplasme ou plus généralement de substance extranucléaire.

Ma première impression, influencée peut-être par les faits mis en relief par PRENANT (1913), avait été qu'il s'agissait d'une sorte de fuseau central. J'ai dû l'abandonner lorsque j'ai connu le mode de formation du bâtonnet axial. Je pense donc qu'il ne faut pas se hâter de donner de cet appareil axial une interprétation morphologique et je me dispenserai de conclure.

Les caractéristiques de ce bâtonnet sont, d'une part, sa situation intranucléaire, d'autre part, sa continuité avec la pointe et surtout la torsion spirale qu'il subit ou plutôt détermine. Je propose à cause de cela le nom de *spirostyle* qui ne préjuge pas de sa nature.

Cet appareil ne paraît nullement particulier aux Batraciens. On rencontre en parcourant les figures de spermatozoïdes qu'on trouve dans la littérature, beaucoup d'images qui paraissent se rapporter à un spirostyle, autant qu'on peut en juger sans connaître l'histogénèse des spermies qui ont fourni ces images.

Je pense qu'on doit rapporter à un spirostyle les images de filament spiral données par RETZIUS chez divers mollusques : *Conus*, *Purpura*, *Murex* (1906), *Buccinum* (1910). *Chez Triticella Korenii* (Bryozoaire) (1906), chez *Prostheceraeus* (1906-1910). On doit rapporter sans doute aussi à des spirostyles les filaments peu ou pas spiralés figurés par RETZIUS dans la tête des spermies de mollusques (1906) : *Conus*, *Neritina*, *Velutina*, *Fusus*, *Buccinum*) et chez *Chimœra*, *Vanellus*, *Psittacus* (1) (1909).

Il est très probable que les images de filaments incomplets qu'il donne chez *Vermetus*, *Cypræa*, *Natica* (1906), *Cyanea* (Cœlentéré) (1910), *Hybius* (Insecte), *Gallus*, *Anas* (Oiseaux) (1909), sont des images imparfaites du même appareil. On sait, par l'exemple de *Salamandre*, *Triton*, etc., que cet appareil, apparent pendant la spermiogénèse, peut ne l'être plus ou l'être à peine dans le spermatozoïde adulte. Tout porte à croire que le spirostyle est une formation constante du spermatozoïde (2).

La torsion du noyau déterminée par le spirostyle me paraît un phéno-

(1) J'ai pu depuis que ce travail est à l'impression vérifier l'existence d'un spirostyle chez les Oiseaux et les Reptiles.

(2) Je l'ai retrouvé dans la spermiogénèse de plusieurs Vertébrés, je publierai ces observations à part. Ce qui n'est pas le moins curieux dans son histoire c'est qu'il existe souvent à l'état rudimentaire comme chez *R. esculenta*.

La torsion de l'acrosome que j'ai observée avec certitude chez Alytes et qui semble accompagner la torsion du filament spiral interne se voit aussi très fréquemment chez les Oiseaux : *Tringa*, *Totanus*, *Scolopax*, *Corvus*, *Pica*, etc. (RETZIUS, 1909).

mène important et très général, quoique cette torsion puisse être plus ou moins marquée. Elle a été signalée en dehors des Batraciens chez des Mollusques : *Eulima*, *Scalaria*, *Ancylus*, *Limax* (RETZIUS **1906**) et elle est bien connue chez les Oiseaux. Il est probable que dans les autres groupes, il arrive comme chez beaucoup de Batraciens, qu'elle ne soit plus apparente dans les spermatozoïdes mûrs.

On doit penser que cette torsion du noyau détermine l'arrangement spiral des granules du cytoplasme autour de la tête, et par suite, la formation des gaines spirales extérieures à la tête signalées chez les Oiseaux : *Corvus*, *Pica* (RETZIUS **1909**, etc.), les Sélaciens : *Scyllium* (RETZIUS **1910**), *Spinax*, *Raja* (RETZIUS **1909**), les Mollusques : *Fusus* (RETZIUS **1906**).

Il semble donc que ce soit la torsion du spirostyle qui détermine toutes les torsions et dispositions spiralées de la tête des spermatozoïdes. Je me réserve d'ailleurs de vérifier ces présomptions par l'étude de la spermiogénèse chez quelques-unes de ces espèces.

Il faut remarquer que la condensation dont la tête du spermatozoïde est le siège à la fin de la spermiogénèse porte non seulement sur le noyau, mais sur tout ce qui est à son contact. Le fait que le noyau et le spirostyle se confondent le plus souvent ne permet pas de nier avec certitude la persistance d'une gaine cytoplasmique autour de la tête; cette gaine peut s'être, comme le spirostyle, confondue secondairement avec le noyau (1).

Les observations que j'ai pu faire sur le flagelle ne renferment pas grand'-chose de nouveau. Je rappellerai seulement que la présence de deux filaments réunis par une membrane paraît constante chez les Batraciens. J'appellerai l'attention sur les cas où j'ai vu le filament axile se continuer à l'intérieur du corpuscule central proximal et par conséquent se continuer sans doute avec l'axostyle qui arrive jusqu'à ce corpuscule.

Étant donnée l'insertion du flagelle sur le corpuscule central proximal, on se demande quel peut être le rôle du corpuscule distal dont la forme est si remarquable. Il semble qu'il joue un rôle attractif sur les mitochondries et qu'il détermine en s'étirant plus ou moins, la longueur de la zone où il y aura des mitochondries, de la pièce intermédiaire : longue chez la Salamandre où ce corpuscule distal s'étire et se divise, très courte chez *Rana esculenta* où il n'y a ni étirement ni division.

(1) On se demande en présence de ces observations de cas où les substances cytoplasmiques et nucléaires ne se distinguent plus lorsqu'elles sont également condensées, si nos colorations ont une valeur chimique quelconque, et si elles ne sont pas dûes exclusivement à des différences de condensation, comme le veut FISCHER.

Quel peut être le support des caractères héréditaires.

Quand on se demande, connaissant le mode de formation du spermatozoïde, ce qui, dans ce petit organisme, peut être considéré comme supportant des propriétés héréditaires, l'impression première est que le noyau a la plus grande importance à ce sujet, comme on l'admet classiquement.

L'idée émise par Meves (1908) que l'on doit attribuer aux mitochondries la signification qu'on donnait au noyau est peu soutenable, puisque, nous l'avons vu, une faible partie seulement des mitochondries passe dans le spermatozoïde en quantité variable selon les espèces. Cependant, les faits de la spermiogénèse montrent qu'il y a dans la tête du spermatozoïde au moins trois choses : le noyau, l'axostyle et le corpuscule central proximal. Il faut tenir compte de ce que ce corpuscule, généralement énorme, doit céder toutes sortes de substances au cytoplasme de l'œuf lors de la fécondation, puisqu'à la première mitose, le corpuscule central apparaîtra comme punctiforme. Les observations nombreuses d'inutilisation des corpuscules centraux de l'œuf dans les premières mitoses du développement permettent cependant de contester au centrosome une valeur héréditaire, ou tout au moins une valeur importante.

Que deviendra dans l'œuf le bâtonnet spiral? On ne le sait pas et on se l'imagine difficilement. Son rôle ne paraît pas être d'une importance capitale, puisqu'il semble n'être qu'un appareil de soutien, encore n'est-ce là qu'une probabilité.

Enfin, il ne faut pas oublier la gaine de cytoplasme qui entoure le noyau. On ne peut conclure, de ce qu'elle est très réduite, à son inutilité au point de vue héréditaire. L'œuf aussi apporte du cytoplasme, il apporte peut-être sous une autre forme quelque chose d'homologue au spirostyle. Il paraît donc imprudent d'attribuer à la chromatine seulement la valeur héréditaire, et il y a cela de vrai dans l'idée de Meves que l'on n'a aucune raison pour la refuser aux mitochondries, ni à tout le reste.

Il serait au moins aussi aventureux de faire passer aux mitochondries les propriétés héréditaires avec le même exclusivisme. Le spermatozoïde est une cellule réduite, mais encore très complexe, et dans ce complexe on ne peut choisir une partie déterminée pour en faire le support des propriétés héréditaires.

Quand on songe à l'incertitude où on est encore sur ce point capital,

on reste stupéfait du nombre et du développement des théories basées sur la signification héréditaire de la chromatine.

Évolution atypique et dégénérescence des spermatides

Broman (1900) a observé qu'on trouve des spermatozoïdes géants et anormaux chez divers Batraciens, mais surtout chez le *Bombinator*. On peut dire d'ailleurs que, chez cet animal, l'anomalie en toutes choses est la règle. Les spermatides géantes ont été bien étudiées par Broman et je puis confirmer dans l'ensemble sa description. On en rencontre en plus ou moins grande quantité chez toutes les espèces.

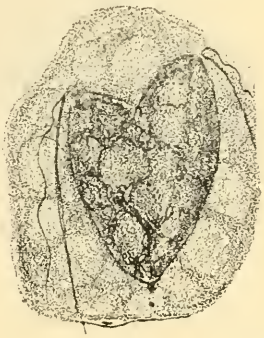


Fig. LXXXVII. Spermatide double chez *Bombinator*. Une pointe. Deux queues.

J'ai remarqué que les spermatides géantes anormales ou doubles occupent constamment chez toutes les espèces le centre des cystes, comme je l'ai signalé pour certains spermatocytes géants. Or, très souvent, je l'ai dit, les cellules du centre des cystes dégénèrent pas cytolyse : (grenouille, salamandre) en laissant une cavité au centre du cyste. Cela s'observe surtout dans les cystes les plus gros, dès le stade spermatocyte ou plus tard. Quand les cystes sont moins gros, on n'observe pas de dégénérescence, mais on rencontre souvent au centre du cyste des éléments géants.

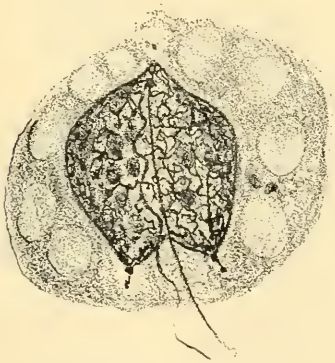


Fig. LXXXVIII. Spermatide double chez *Bombinator*. Une queue. Deux pointes.

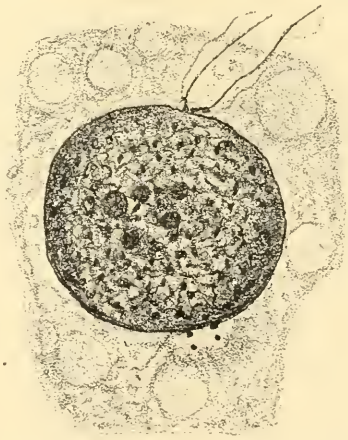


Fig. LXXXIX. Spermatide double chez *Bombinator*. Deux pointes et deux queues.

Le rapprochement de ces deux phénomènes : dégénérescence et gigantisme, est donc fort net.

Il est possible que les spermatides géantes proviennent par mitose multipolaire de spermatocytes géants, au moins dans certains cas, ainsi que le veut Broman ; mais on ne saurait affirmer qu'il en est toujours ainsi, car on voit des spermatocytes géants se diviser par mitose bipolaire (chaque pôle étant souvent dédoublé, ce qui n'est pas particulier à ces éléments). D'ailleurs, la mitose multipolaire est suivie le plus souvent de cloisonnement et ramène les cellules filles ou la plupart d'entre elles à une taille normale, tandis que la mitose bipolaire maintient leur gigantisme.

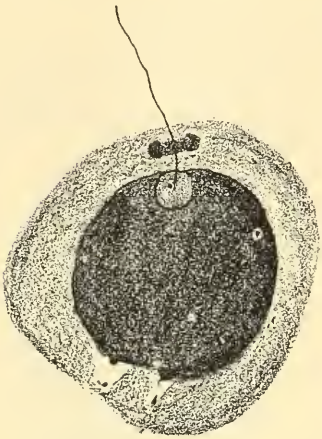


Fig. xc. Spermatide à deux pointes et non allongée chez *Triton palmatus*.

Quoi qu'il en soit de leur mode de formation, la situation des spermatides géantes au centre du cyste, endroit où les cellules dégénèrent habituellement, fait qu'on doit les considérer comme des *cellules affamées*, si paradoxale que paraisse cette proposition. Le terme de spermatides géantes ne peut d'ailleurs s'appliquer qu'à un petit nombre des éléments anormaux qu'on trouve au centre du cyste. On y voit souvent des spermatides à deux queues, mais de volume normal, surtout chez Salamandre et Triton (fig. xci et xciii), où les spermatocytes géants sont très rares et où ces éléments ne proviennent donc pas toujours de spermatocytes géants. Il faut admettre qu'au centre du cyste, dans des conditions de nutrition assez précaires, l'accroissement du noyau et du cytoplasme est assez ralenti, tandis que les phénomènes de division des corpuscules centraux ne sont pas influencés.

Fig. xci. Spermatide double et non allongée chez *Triton palmatus*. Deux queues.

Il est très regrettable qu'on ne puisse obtenir une sériation sûre des phénomènes de l'évolution des éléments anormaux, car on pourrait par cette étude trancher un certain nombre de questions cytologiques importantes. Les spermatides doubles ou géantes restent encore, malgré la très consciencieuse

étude de Broman, à l'état de curiosité mal expliquée. Comme elles sont peu fréquentes et rarement homologues l'une à l'autre, il est très difficile de les sérier, même arbitrairement.

Les plus fréquentes sont les monstres doubles (fig. LXXXIX et LXXXVII). On voit le plus souvent des spermatides à deux queues ; le noyau est alors allongé transversalement (fig. XCIII), il peut n'avoir qu'une pointe ou en avoir deux. Dans les spermatides à deux pointes, chaque pointe est en face d'une queue. Il faut donc que la rotation du noyau se soit effectuée dans un plan déterminé, perpendiculairement à son grand axe. Quelquefois, les spermies doubles évoluent normalement ; mais elles présentent souvent, en outre, d'autres anomalies : défaut d'allongement de la tête, etc.

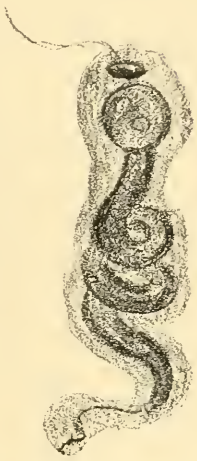


Fig. XCII. Spermatozoïde dégénérescent chez l'*Axolotl*.

Chez *Bombinator*, il n'est pas rare de trouver des spermatides géantes, de structure normale, ainsi que l'a vu Broman.

Chez les Urodèles, et *Bombinator*, *Rana*, on trouve quelquefois des spermatides à une seule queue et à deux pointes. Le noyau est alors bilobé et l'ensemble doit aboutir à un spermatozoïde à deux têtes (fig. XC et LXXXVIII).

Fig. XCIII. Spermatide double chez la *Salamandre*. Deux pointes. Deux queues. Un seul noyau.

Toutes ces formes peuvent reconnaître une explication analogue : multiplication relativement trop rapide des corpuscules centraux, soit du groupe distal, soit du groupe proximal, soit des deux groupes.

Je remarquerai qu'il est malaisé de comprendre les spermatozoïdes à une queue et deux pointes avec l'explication classique de la formation de l'acrosome aux dépens de la sphère qui a quitté les corpuscules centraux. Comment se fait-il qu'à un seul groupe de corpuscules correspondent deux centrosomes, ou vice versa ?

Une autre anomalie très fréquente de l'évolution des spermatides, c'est que l'allongement du noyau ne se produit pas (fig. XC et XCI), le noyau restant sphérique jusqu'à sa condensation. Cette anomalie s'observe chez toutes les espèces, elle est très fréquente chez *Rana esculenta* chez qui elle aboutit aux spermatozoïdes à tête globuleuse signalés par Ballowitz.

J'interprète ce phénomène comme dû à l'absence ou à l'insuffisance du groupe corpusculaire antérieur. On n'observe pas, en effet, d'acrosome bien développé dans ces éléments. On n'y voit généralement pas (Urodèles) de bâtonnet intranucléaire. Chez *Rana esculenta* j'ai vu cependant dans ces noyaux ronds une strie oblique (fig. 285, 286).

Il est fréquent que les spermatides dégénèrent aux divers stades de leur évolution, cela s'observe à peu près exclusivement lors des poussées de préspermatogénèse. Au début de l'évolution, on observe généralement la dégénérescence par pycnose qui ne présente pas un intérêt spécial. Plus tard, lorsque les spermatozoïdes sont presque achevés, on observe constamment chez toutes les espèces un mode de dégénérescence curieux : la dégénérescence spiralée ; les spermatides se tordent en spirale souvent très serrée; cette spirale se tasse sur elle-même en un paquet dense chez les spermatozoïdes longs (fig. XCII). Chez les espèces à spermatozoïdes courts, le spermatozoïde se recourbe seulement une fois sur lui-même.

Ces spermatides dégénérescentes disparaissent : au début de leur évolution, il semble simplement qu'elles se dissolvent comme les spermatocytes pycnotiques. Les spermatides spiralées sont phagocytées par les cellules du cyste.

L'existence constante d'une dégénérescence avec forme spiralée est, je crois, une belle démonstration de l'existence constante d'un bâtonnet spiral dans le noyau. Je pense que cette dégénérescence est due seulement au défaut de proportion entre l'activité du mouvement de torsion de ce bâtonnet et la résistance du reste de la cellule. Ce n'est, en somme, comme toujours, que l'exagération d'un phénomène normal ou plutôt la disproportion entre deux éléments de ce phénomène : la torsion active du spirostyle d'une part et d'autre part la résistance de l'ensemble du noyau.

BIOLOGIE DES SPERMATOZOÏDES

Les spermatozoïdes tels qu'ils sont immédiatement après la grande poussée spermatogénétique chez un triton ou une grenouille ont atteint

leur forme définitive, mais ne paraissent pas aptes à remplir leur fonction : ils sont peu mobiles, n'ont que des mouvements lents et de peu d'amplitude ; même si on les met dans l'eau, ils ne deviennent pas très mobiles. Au contraire, plusieurs mois après, au moment de l'accouplement, ils sont assez mobiles dans un milieu physiologique et très mobiles dans l'eau (1).

Ankermann (1857), Broman avaient déjà remarqué l'immobilité des spermatozoïdes dans le testicule de grenouille, et leur mobilité dans l'eau.

Jamais les spermatozoïdes extraits des tubes séminifères ou des canaux efférents ne paraissent très mobiles si on les examine dans l'humeur aqueuse ou même dans l'eau salée isotonique. Au contraire, ils deviennent extrêmement mobiles si on les met dans l'eau distillée. J'ai vérifié ce fait aussi bien chez les Urodèles que chez les Anoures. La mobilité plus grande des spermatozoïdes au moment de l'accouplement est à rapprocher du fait signalé par Regaud et Tournade (1911) chez le lapin où les spermatozoïdes deviennent seulement mobiles à la sortie de l'épidydime. Les choses ne sont cependant pas exactement comparables, puisque les spermatozoïdes de grenouille ne deviennent mobiles que dans l'eau, ils deviennent seulement plus sensibles à l'action de l'eau après maturation. Ils subissent en tous cas une sorte de maturation chimique pendant leur séjour dans le testicule au contact des éléments nourriciers. C'est peut-être une raison de leur si long séjour en contact de ces éléments, mais ce n'est probablement pas la seule.

Les spermatozoïdes deviennent mobiles dans l'eau parce que ce milieu est hypotonique. Cela est montré par le fait qu'ils gardent leur immobilité relative dans l'eau salée isotonique et dans le sulfate de soude isotonique.

Le mouvement des spermatozoïdes est indépendant du noyau. Il arrive fréquemment chez tous les Batraciens (ainsi que l'ont montré V. La Valette Saint-George, Broman (1900), chez le *Bombinator*), que les spermatozoïdes se rompent au niveau du collet. La queue est alors mise en liberté avec le groupe corpusculaire postérieur. Chez le *Bombinator*, on peut penser qu'il y a là les deux corpuscules centraux, mais chez la grenouille, le triton, il n'y a certainement qu'une partie au plus du corpuscule proximal.

On peut ainsi libérer un grand nombre de queues en écrasant les sper-

(1) Je ne donne cette observation qu'avec réserves, car on comprend bien qu'on ne peut affirmer à coup sûr de telles différences à plusieurs mois d'intervalle, elles sont cependant assez nettes chez la grenouille et le triton entre les mois de septembre et d'avril.

matozoïdes entre deux lames porte-objet qu'on frotte l'une contre l'autre. Ces queues libres se déplacent comme les spermatozoïdes, mais bien plus activement qu'eux. Elles se meuvent, rapidement et en tous sens dans toutes les espèces. Cette observation est, je crois, assez intéressante en ce qu'elle montre que la tête et la plus grande partie du corpuscule proximal du groupe postérieur sont inutiles au mouvement du flagelle et semblent, au contraire, ralentir le mouvement du spermatozoïde comme un poids mort. On peut donc penser que les parties contenues dans la tête immobile représentent la charge spécifique du spermatozoïde tandis que les parties contenues dans le reste représentent le moteur. Il faut noter aussi que si le mouvement du spermatozoïde ne dépend pas de la tête, la direction générale du mouvement est peut-être modifiée (1)

Si l'on fait des préparations colorées de spermatozoïdes ainsi brisés on peut constater (chez la grenouille) que la gaine mitochondriale est restée en grande partie adhérente au corpuscule central de la queue libérée.

J'ai placé des spermatozoïdes de grenouille extraits du testicule dans du plasma de grenouille. Ces spermatozoïdes ont gardé leur mobilité plus d'un mois. Cette mobilité était, bien entendu, très faible comme dans le testicule, et ne se manifestait que par des mouvements d'oscillation. Après un mois et demi, le contact de l'eau les a encore rendus très mobiles. Dans l'eau salée, les spermatozoïdes gardent aussi très longtemps leur excitabilité (15 jours, je n'ai pas essayé davantage). Il est important d'opérer en tout ce qui précède avec une asepsie parfaite; la présence de bactéries altère les spermatozoïdes en quelques heures.

Si on place les spermatozoïdes dans l'eau stérilisée, ils deviennent très mobiles et le restent de une à 8 heures ; mais leurs mouvements diminuent assez vite, puis s'arrêtent bientôt complètement. Au bout de deux ou trois jours, les spermatozoïdes se désagrègent (2).

Il y a donc, entre la manière de se comporter des spermatozoïdes dans l'eau et dans un milieu isotonique, une différence essentielle que l'on doit, à mon sens, interpréter de la façon suivante. L'eau est le milieu naturel dans lequel doivent se mouvoir les spermatozoïdes de grenouille et de triton, puisque chez ces espèces, la fécondation est extérieure, et il n'est pas étonnant que ce milieu agisse (par son hypotonie sans doute)

(1) La question à résoudre est, en somme, la suivante : les queues privées de tête se dirigeront-elles encore vers l'œuf ? Je n'ai pu encore la résoudre avec certitude.

(2) Henneguy a observé de même que les spermatozoïdes des Salmonides meurent très rapidement dans l'eau ordinaire.

comme un excitant de la motilité du flagelle. C'est là un phénomène d'adaptation qui n'a rien de particulier et qui est bien connu, par exemple, pour les spermatozoïdes des animaux marins. Tant que le spermatozoïde est dans un milieu tel qu'il reste peu mobile, les matériaux destinés à entretenir le mouvement ne sont pas utilisés. Ils sont au contraire, vite utilisés et usés lorsque le mouvement est rapide. Revenant à ma comparaison, je dirai que tant que le spermatozoïde n'est pas dans l'eau, il est comme une torpille dont le mouvement n'est pas déclanché. Dès que ce mouvement est mis en marche, les matériaux qui sont utilisés par lui commencent à s'user et l'appareil va vite, mais ne peut plus aller qu'un temps relativement court.

Fig. cv. Partie postérieure de la tête d'un spermatozoïde de *Bufo vulgaris*. Méthode de Benda. Soudure des mitochondries autour de la pièce intermédiaire.

Il faut bien admettre, en effet, que le mouvement flagellaire use des matériaux. Si l'on pouvait calculer le travail fourni par un spermatozoïde dans sa course, on trouverait un nombre peu élevé sans doute, mais auquel correspond une certaine quantité d'énergie qui ne peut être fournie que par la destruction de substances chimiques. Il faut donc admettre que pendant le travail du spermatozoïde, il y a des substances détruites. Quelles sont ces substances ? L'observation des spermatozoïdes brisés au collet montre qu'on ne doit les chercher que dans l'appareil flagellaire lui-même.

Tout porte à croire que ces substances sont représentées par la gaine mitochondriale. La situation de cette gaine à la base du flagelle est une première présomption. La comparaison avec ce qu'on observe dans le muscle en est une autre. La cytologie comparée plaide aussi en faveur de cette manière de voir. La gaine mitochondriale est inégalement développée chez les diverses espèces, et, étant donné le mode d'accouplement, les spermatozoïdes ont un trajet plus ou moins long à fournir chez les diverses espèces. Si l'on compare non seulement les divers Batraciens, mais aussi les divers groupes de Vertébrés, on voit que la gaine mitochondriale est généralement très développée chez les Vertébrés supérieurs, où le spermatozoïde a un long trajet à parcourir pour remonter l'oviducte, luttant contre un courant, dans un milieu visqueux et par conséquent résistant. Elle est peu développée au contraire chez les Batraciens chez

qui la fécondation est purement externe, les spermatozoïdes étant déversés sur les œufs.

Cette explication est contraire à l'hypothèse de Meves (1908) qui attribue aux mitochondries une valeur héréditaire. Elle est plus conforme à celle de Benda (1900) qui fait des mitochondries un organe de mouvement. Elle précise cependant l'idée de Benda qui paraît être restée un peu vague. Le terme allemand (Bewegungsorgane) n'est pas très explicite et n'est pas exactement conforme à l'hypothèse que je formule : ce n'est pas un organe de mouvement, c'est un matériel utilisé pour le mouvement.

Le parallèle avec les sarcosomes du muscle me semble assez suggestif ; comme dans le muscle, c'est une partie seulement des mitochondries qui se mettent en relation avec l'appareil mobile ; comme dans le cas du muscle, elles prennent un arrangement approprié et sont en contact intime, mais en contact seulement, avec l'organe moteur.

SIXIÈME PARTIE

Les éléments accessoires du testicule

Nous avons examiné, à propos du développement, comment ces éléments se forment. Nous avons reconnu que les cellules interstitielles et les cellules du cyste avaient une commune origine mésenchymateuse, tandis que les voies efférentes sont d'origine wolfienne. Nous allons étudier maintenant l'évolution de chaque sorte d'élément en particulier.

CELLULES DU CYSTE CHEZ LES URODÈLES ET LES ANOURES

Ce sont ces cellules qui sont en contact le plus immédiat avec les cellules sexuelles. Nous avons vu que chez les Anoures, elles sont indistinctes des cellules interstitielles pendant une assez longue période du développement; puis la différenciation s'établit, et les cellules du cyste sont enfermées dans les tubes séminifères. Mais au moment des poussées actives de spermatogénèse, cette différenciation peut cesser et les éléments mésenchymateux intratubulaires et extratubulaire, peuvent se mêler à nouveau.

Chez les Urodèles, la distinction entre les deux sortes d'éléments n'est jamais très nette, et les cellules du cyste ne sont véritablement que les cellules mésenchymateuses les plus proches des éléments sexuels. A cause de ces différences d'un groupe à l'autre, il nous faudra étudier successivement ces éléments chez les Urodèles et chez les Anoures. Chez les premiers, nous étudierons en même temps les autres éléments conjonctifs du testicule.

URODÈLES

Origine et évolution autour des spermatogonies et des spermatocytes

Les spermatogonies primitives sont entourées de petites cellules (cellules folliculeuses de Von La Valette Saint-George (1875), Randzellen de Hermann (1889). Ce sont des cellules à noyau relativement petit et

allongé le long du contour de la gonie, à cytoplasme très peu abondant, représenté seulement par un petit cône à chaque extrémité du noyau et par une lame mince qui entoure l'élément sexuel.

Le centre cellulaire se voit quelquefois à l'extrémité du noyau sous forme de diplosome très petit déprimant le noyau (fig. 330). Il y a trois ou quatre de ces cellules autour d'une spermatogonie. Quelquefois, il se différencie dès ce moment une mince lame collagène, non au contact de la spermatogonie, mais à l'extérieur de la lame cytoplasmique. Les cellules qui séparent les cystes sont des éléments mésenchymateux très semblables aux cellules du cyste. Elles sont disposées irrégulièrement surtout autour des vaisseaux ; elles sont généralement peu nombreuses chez les Urodèles. Elles élaborent quelques fibres collagènes, généralement peu développées autour des spermatogonies.

Fig. xciv. Mitose d'une cellule du cyste autour des gonies II chez *Bufo vulgaris*.

Lorsqu'il y a multiplication des gonies primitives, les cellules du cyste, et peut-être aussi les cellules mésenchymateuses, s'introduisent entre elles et les séparent. Ces éléments semblent se multiplier à ce moment surtout par mitose (fig. xciv). Les figures de division rappellent celles des gonies en plus petit.

Lorsqu'il se forme des cystes de gonies secondaires, les cellules du cyste s'aplatissent, s'allongent pour entourer le cyste devenu plus gros ; puis il s'en introduit dans le cyste qui est partagé par elles en deux ou trois nids secondaires (fig. 15 et 16).

Les cellules qui entourent le grand cyste différencient alors des fibrilles ou plutôt des lamelles collagènes. Celles qui entourent les nids secondaires en différencient en moindre quantité, ou n'en différencient pas, ce qui est de beaucoup le plus fréquent (fig. 331).

Transformation en cellules nutritives, cellules de Sertoli

L'évolution des cellules sexuelles se poursuit dans de tels cystes et ceux-ci ne se modifient pas jusque vers l'époque de l'allongement des spermatides. A ce moment, tandis que les cellules qui entourent le cyste primaire restent peu modifiées, les cellules qui constituent les cystes secondaires se transforment rapidement.

Leur cytoplasme se gonfle, les mitochondries qu'il renfermait et qui,

auparavant, étaient très peu nombreuses, s'accroissent (sous forme de chondriocontes) (fig. 332) et se multiplient. Puis, il apparaît entre elles des grains colorés en rouge par la méthode de BENDA, analogues aux petits grains de sécrétion des glandes; enfin, apparaissent des enclaves de nature lécithique et des vacuoles qui renferment des substances que je n'ai pu déterminer à coup sûr (fig. XCVII).

Le noyau se gonfle également, il y apparaît un appareil nucléolaire complexe relié à la périphérie par un petit canalicule nucléaire. On observe à ce moment une multiplication des cellules de l'intérieur des cystes, et on n'y observe jamais de mitose à ce moment; mais les images de clivage y sont très fréquentes. Il ne s'agit pas dans les fig. XCV, XCVI, d'un canalicule comme dans le noyau des gonies, mais d'une fente; il est très difficile de rendre par le dessin cette différence. On observe souvent le clivage du noyau en trois ou quatre parties à la fois. Il faut remarquer qu'indépendamment des phénomènes de clivage, il existe souvent des canalicules (non des fentes) qui sont en rapport fréquent avec le nucléole.

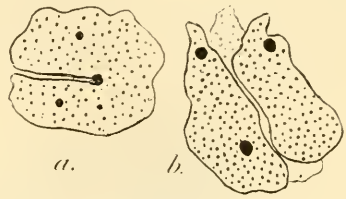


FIG. XCV. Clivage des noyaux de Sertoli chez l'*Axolotl*. *a*, clivage simple; *b*, clivage en trois parties.

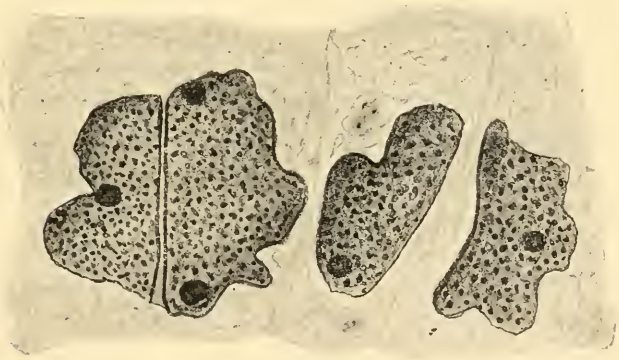


FIG. XCVI. Clivage des noyaux de Sertoli chez la *Salamandre* lors de la transformation des spermatides chez la *Salamandre*.

Les nucléoles ne paraissent jouer aucun rôle dans ces phénomènes de clivage, contrairement à ce qui a été signalé dans les cellules de SERTOLI des Mammifères, où l'on sait que de semblables divisions par clivage s'observent (P. BOUIN).

Les cellules gonflées renferment souvent encore quelques fibrilles collagènes, qu'on trouve éparses dans leur cytoplasme et qui disparaissent peu à peu. Ces éléments constituent à ce moment trois ou quatre crêtes à l'intérieur du cyste principal; les limites des cystes secondaires ont disparu,

C'est alors que les spermatides se groupent vers ces crêtes, et se disposent de telle sorte que leur acrosome soit dirigé vers le noyau de ces éléments. Les cellules du cyste sont devenues de véritables spermatophores, de véritables cellules de SERTOLI.

Les spermatides achèvent leur évolution dans cette situation et les choses restent en cet état jusqu'au moment de l'accouplement. Pendant toute cette période, les cellules des cystes restent gonflées avec leurs caractères de cellules sécrétoires, elles sont individualisées (fig. XCVI) ou semblent confondues en un syncytium.

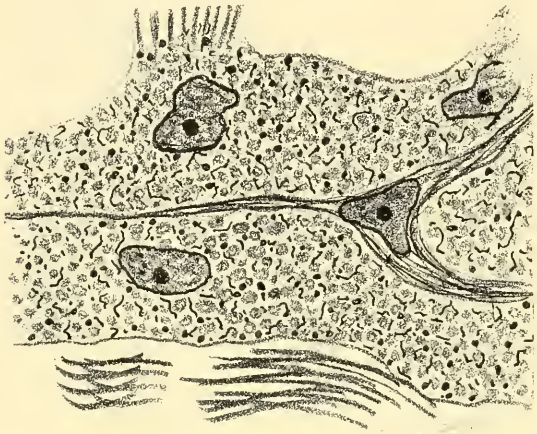


FIG. XCVII. Elaboration active dans le tissu Sertolien lors de la fin de l'évolution des spermatides chez *Triton vulgaris* (août).

Cette modification n'a porté que sur les cellules de paroi des cystes secondaires, celles qui constituaient la paroi du cyste primitif restent aplaties, on voit contre elles des lames collagènes qui font à chaque cyste primitif une enveloppe nette.

Dans chacune des vésicules ainsi constituées, on peut trouver un seul ou deux, ou trois faisceaux de spermatozoïdes. Il y en a toujours plus au début qu'à la fin, il semble que ces faisceaux se fusionnent donc le plus souvent. Les spermatozoïdes sont plongés dans le cytoplasme des éléments glandulaires, leur pointe arrive aux environs du noyau, mais sans entrer en contact avec lui.

Si l'on suit avec attention la façon dont s'établissent les rapports entre les spermatides et les cellules du cyste, on voit que d'une part les spermatides se groupent vers les éléments devenus glandulaires, et que d'autre part, le cytoplasme de ces derniers s'avance progressivement le long du faisceau, jusqu'à une certaine distance des pointes. A mesure que le cytoplasme des éléments nourriciers progresse, celui des spermatides (la mince couche cytoplasmique qui entourait la tête) disparaît ou devient indistinct, si bien que la partie antérieure des spermatozoïdes paraît bientôt comme plongée dans le cytoplasme des éléments glandulaires, sans bar-

rière pour les en séparer. Les relations des spermatozoïdes avec ce cytoplasme sont aussi intimes que les relations du cytoplasme et du noyau d'une même cellule et cet état de choses dure six mois au moins ; parfois même la pointe vient en contact avec le noyau de l'élément nourricier (fig. XCVIII).

Pendant tout ce temps, les cellules des cystes jouent le rôle de cellules de SERTOLI. Elles en ont tous les caractères : rapports avec les spermatozoïdes, polymorphisme remarquable du noyau, signalé par VON EBNER, BENDA (1898), SCHOENFELD (1901), BOUIN (1900), REGAUD (1900), MONTGOMMERY (1911), WINIWARTER (1912), chez les Vertébrés supérieurs. Ce noyau renferme généralement un seul ou au plus deux nucléoles structurés, comprenant généralement : une portion de coloration véritablement nucléolaire, et une portion colorable comme la chromatine (fait observé chez les Mammifères par HERMANN (1891), SANFELICE (1905), BOUIN, REGAUD HERMANN. indique que ce nucléole est constitué par fusion de nucléoles plus petits. J'ai pu m'assurer sur l'objet très favorable que présentent les Urodèles qu'il en est bien ainsi : lorsque ces cellules sont encore cellules du cyste, elles ont plusieurs petits nucléoles ; lorsqu'elles se transforment en cellules de SERTOLI, ces nucléoles se fusionnent en un seul en même temps que le noyau devient plus clair ; la chromatine dissoute est plus rare, elle tend à se réunir en gros grumeaux. On observe des incisures et des canalicules dans le noyau, même à une époque où il n'y a plus de division.

FIG. XCVIII. Rapports des spermatozoïdes avec un noyau de Sertoli. *Axolotl.*

Il faut remarquer que ces transformations que subit le noyau des cellules du cyste en devenant noyau de SERTOLI, sont exactement comparables à celles que subissent les noyaux des gonies primitives en passant du minimum au maximum de polymorphisme, c'est-à-dire quand l'évolution oviforme se prépare. Ces phénomènes sont certainement en rapport avec l'élaboration de deutoplasme qu'on observe dans les uns et les autres éléments.

Une des questions les plus discutées à propos des cellules de SERTOLI des Mammifères est de savoir si le protoplasme sertolien est cloisonné ou si les éléments sont réunis en syncytium. NEUMANN, SERTOLI, VON EBNER,

Schönfeld (**1901**), sont partisans de l'individualité cellulaire. Regaud Montgommery (**1911**), Winiwarter, défendent le syncytium. Chez les Urodèles où les éléments sont très favorables à cette étude, on voit souvent des limites cellulaires minces, mais nettes; le clivage du noyau est suivi du clivage du cytoplasme (fig. CII). Cependant, comme les cellules de Sertoli ont une forme très compliquée, on ne voit pas toujours bien nettement leurs limites. D'ailleurs, la discussion en question me paraît complètement dépourvue d'intérêt.

C'est évidemment vers le noyau sertolien que se dirigent les pointes des spermatozoïdes.

Lors de l'excrétion des spermatozoïdes, il se passe au niveau des cystes des modifications importantes et extrêmement intéressantes (fig. 335, 358).

Transformation lors de l'excrétion des spermatozoïdes

Je n'ai pu déterminer avec précision comment les cystes qui sont primitivement clos de toutes parts se mettent en relation avec les voies excrétrices. Les images que j'ai observées me font penser qu'un peu avant l'accouplement, il y a bourgeonnement des canaux efférents et que ceux-ci viennent s'aboucher successivement dans plusieurs cystes. En tous cas, les cystes ne se vident pas simultanément, mais successivement. Il se produit alors une véritable débâcle qui entraîne non seulement les spermatozoïdes, mais des traînées du cytoplasme qui les entoure et même des noyaux de cellules glandulaires.

On observe alors une nouvelle multiplication par clivage des cellules de Sertoli et une augmentation considérable du volume de leur cytoplasme. Cependant, la plupart des cellules du cyste restent contre la paroi de la vésicule, ainsi d'ailleurs que quelques spermatozoïdes qui ne sont pas excrétés.

Aussitôt, ces spermatozoïdes plongés dans le cytoplasme commun sont phagocytés (fig. 335) ainsi que l'a observé Pérez (**1904**). Il faut remarquer que les mêmes éléments, peu de temps avant, non seulement paraissaient indifférents vis-à-vis des spermatozoïdes, mais semblaient leur être utiles, semblaient les nourrir; ils se mettent à les détruire un instant après. Il faut remarquer aussi que cette phagocytose se produit dans certains cystes qui ont déjà excrété leurs spermatozoïdes, alors que dans d'autres cystes qui en sont encore remplis, il ne se manifeste

rien de semblable. On ne peut donc trouver à ce phénomène une cause générale, mais une cause purement locale, il semble qu'il soit commandé seulement par le rapport de la quantité de cellules nourricières à la quantité de spermatozoïdes. Tant que les spermatozoïdes sont nombreux, leur présence influence les éléments pariétaux de manière à imposer à ces derniers une certaine évolution, au contraire, dès qu'ils sont moins nombreux, leur influence diminue et cesse, les cellules de paroi recouvrent leur indépendance et traitent les spermatozoïdes restants comme des corps étrangers.

J'avais pensé tout d'abord que c'étaient des spermatozoïdes altérés qui étaient phagocytés comme cela a lieu pour les spermatozoïdes altérés des poussées préspermatogénétiques, mais j'ai dû renoncer à cette idée; en effet les spermatozoïdes phagocytés lorsque les cystes se vident ne présentent aucun signe d'altération et tous les spermatozoïdes restés les derniers sont également détruits. Enfin, comme les spermatozoïdes imparfaits sont résorbés aussitôt après leur formation, ils ont disparu depuis longtemps à l'époque de l'excrétion.

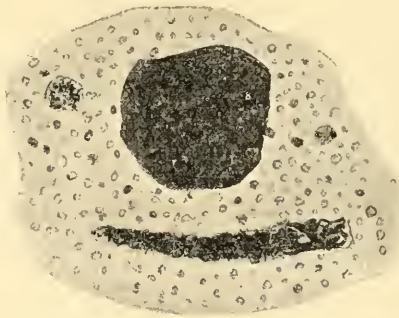


Fig. XCIX-IC. Phagocytose de spermatozoïdes dans une cellule de Sertoli lors de l'excrétion des spermatozoïdes (*Axolotl*).

Cette observation de spermiophagie doit aussi être mise en parrallèle avec les faits bien connus d'antagonisme entre les éléments dits nobles et les éléments voisins, par exemple entre la cellule nerveuse et les cellules névrologiques ou les cellules de la capsule (neurophagie). On sait que ces dernières phagocytent la cellule nerveuse lorsqu'elle est affaiblie ou altérée. Les choses se présentent sous une forme plus simple et d'interprétation plus facile dans le cas qui nous occupe, et il peut servir à éclairer les autres cas plus complexes. Ce n'est pas ici l'activité diminuée des spermatozoïdes (on ne peut, nous l'avons dit, considérer ces éléments comme des cellules actives et vivantes), ce n'est pas non plus leur altération qui provoque la phagocytose, nous venons de le dire. D'ailleurs, s'ils étaient phagocytés parce qu'ils sont dans un état de moindre résistance, les spermatozoïdes qui sont dans les mêmes conditions subiraient le même sort, en même temps, dans tous les cystes; or, tant que les cystes sont pleins, on n'observe pas de phagocytose.

Le phénomène d'antagonisme entre deux éléments d'espèce différente se présente ici sous une forme parfaitement schématique et on en entrevoit bien l'explication. La réaction de phagocytose, c'est-à-dire de dissolution du spermatozoïde, peut être comparée aux nombreuses réactions chimiques où la masse d'une substance par rapport aux autres influe sur la possibilité de la réaction. C'est une simple affaire de *quantité*.

Il arrive souvent lors des premières poussées de spermatogénèse, que la plupart des cystes secondaires d'un cyste principal avortent et qu'un ou deux seulement aboutissent à la production de spermatozoïdes, ou tout au moins de spermatides déjà très évoluées, à noyau déjà condensé et allongé. Il y a alors une disproportion considérable entre le nombre de spermatozoïdes contenus dans le grand cyste et le nombre des cellules de paroi. Celles-ci, en effet, n'ont pas avorté avec les spermatides qu'elles enveloppaient. Dans ce cas, il y a toujours aussi phagocytose des spermatozoïdes ou des spermatides presque complètement transformées. La phagocytose des spermatozoïdes n'est donc pas un phénomène particulier à la saison de l'accouplement, c'est un phénomène qui se produit chaque fois qu'il n'y a pas une certaine proportion entre la quantité de spermatozoïdes et la quantité d'éléments cystiques qui se trouvent en présence. Peut-être, dans la phagocytose des petites poussées de spermatozoïdes, le développement incomplet de ces éléments entre-t-il aussi en ligne de compte.

Les spermatozoïdes phagocytés sont entourés d'une vacuole, ils se dissolvent peu à peu en devenant de moins en moins colorables. La tête ne se colore plus qu'en gris par l'hématoxyline au fer, et en verdâtre par la coloration de Prenant. J'ai recherché s'il ne se produit pas de phénomènes de réviviscence nucléaire analogues à ceux que Guieysse Pélissier (**1910**) a décrits sous le nom de caryoanabiose. Quelquefois, j'ai observé que la tête du spermatozoïde se gonfle un peu et redevient granuleuse avant de se dissoudre (fig. 12), mais ce phénomène ne peut être comparé à ceux décrits par Guieysse. D'ailleurs, les spermatozoïdes disparaissent très rapidement et le nombre des noyaux n'augmente pas. Il y a ici simplement phagocytose.

La phagocytose des spermatozoïdes par les cellules nourricières n'est pas un phénomène particulier aux Batraciens, elle est bien connue chez les Mammifères ; elle a été observée par Holmgren (**1901**) chez le Staphylin. Les spermatozoïdes subissent la dégénérescence graisseuse et cette graisse servirait à nourrir les éléments sexuels en évolution.

Cognetti de Martiis (1910) a fait une observation analogue chez Hélix. J'ai aussi observé chez la taupe, le même phénomène dans des conditions un peu analogues.

Lorsque les spermatozoïdes ont ainsi disparu par expulsion ou phagocytose, les cellules des cystes et les éléments voisins sont le siège de phénomènes remarquables aboutissant à la production d'un tissu glandulaire qui occupe dans le testicule une place considérable.

TISSU GLANDULAIRE DU TESTICULE DES URODÈLES

Les cellules des cystes secondaires, déjà caractérisées comme cellules glandulaires depuis longtemps, depuis qu'elles se sont différenciées en spermatophores, non seulement ne perdent pas leurs caractères glandulaires, mais les exagèrent au contraire. Elles se groupent en une assise d'aspect épithélial le long de la paroi du cyste primitif et se chargent d'enclaves diverses (fig. 358). Les limites cellulaires deviennent très apparentes. La sphère attractive est bien visible à côté du noyau. Le cytoplasme renferme des vacuoles nombreuses dont la plupart correspondent à des enclaves graisseuses ou lécithiques comme le montre l'examen de préparations fixées et colorées par la méthode de Flemming. Entre ces vacuoles et ces enclaves se voient des mitochondries filamenteuses ou bactéroïdes, et des grains plus gros que la méthode de Benda colore en rouge, qui ne sont déjà plus des mitochondries et pas encore des enclaves (fig. 358). Ces grains sont analogues à ceux que j'ai signalés dans l'intestin et dans les glandes. Ils témoignent, je pense, de ce qu'ici comme ailleurs, les produits de sécrétion sont d'origine mitochondriale ou qu'ils se forment au contact de plastes d'origine mitochondriale (chondrioplastes).

Ce tissu d'origine sertolienne signalé par Perez ne paraît avoir qu'une existence éphémère et dégénère bientôt. Dans la plupart des cas, on le voit desquamer en masse peu de temps après l'excrétion des spermatozoïdes (Triton), d'autres fois, il paraît persister un peu plus longtemps (Salamandre). Il est séparé des éléments sous-jacents par une lame peu épaisse, mais nette, à contours irréguliers qui présente au début les réactions du tissu collagène. Elle n'est sans doute que le résidu de la lame collagène qui limitait le cyste principal plein de spermatozoïdes. A partir du moment où les spermatozoïdes sont excrétés, cette lame devient irrégulière, puis se gonfle, s'épaissit et ses réactions collagènes deviennent moins précises (elle se colore souvent à certains stades un peu comme

le tissu élastique), enfin elle forme une sorte de cicatrice épaisse et à contour festonné qui n'est pas sans rappeler un peu les cicatrices du corps jaune ou des follicules atrétiques de l'ovaire des Mammifères.

Pendant que ces phénomènes se passent à l'intérieur des cystes, une transformation un peu analogue, et en tous cas très remarquable, atteint non seulement les cellules de paroi du cyste principal qui avaient gardé jusqu'à l'expulsion des spermatozoïdes le caractère de cellules conjonctives aplaties (fig. 335), mais aussi les cellules conjonctives situées entre les cystes (fig. 358). Ces cellules peuvent se confondre, dans certains cas, avec les cellules de l'intérieur du cyste, auxquelles elles deviennent d'ailleurs assez semblables, mais le plus souvent elles en restent séparées par la lame irrégulière représentant le résidu des lames collagènes qui constituaient la paroi du cyste primaire (fig. c). On trouve d'ailleurs des résidus analogues entre les cellules conjonctives devenues glandulaires, partout où il y avait des travées importantes de fibres collagènes. Les cellules extérieures ne se différencient guère des cellules de l'intérieur des cystes : même aspect du noyau, même cytoplasme chargé d'enclaves graisseuses, même aspect de la sphère attractive ; les cellules de l'intérieur des cystes sont seulement un peu plus claires et ont une évolution plus limitée. Leurs mitochondries restent en général filamenteuses et l'élaboration d'enclaves y est beaucoup moins active.

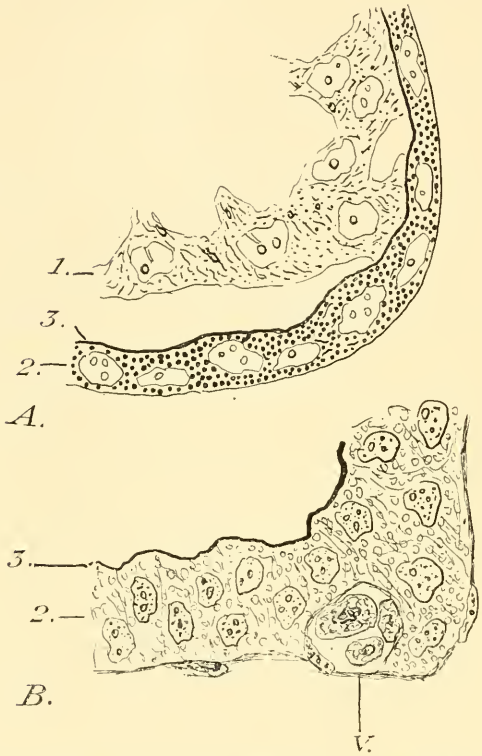


Fig. c. Tissu glandulaire chez *Triton alpestris*. *A*, début (desquamation des cellules de Sertoli 1) ; *B*, fin ; 3 lame limitante ; *v*, vaisseau ; 1 cellules de Sertoli ; 2, cellule du cyste et cellules conjonctives ; *A*, méthode de Benda ; *B*, méthode de Flemmiing.

On trouve fréquemment, surtout dans les éléments situés en dehors des

cystes et au début de leur formation, des fibrilles collagènes qui sont manifestement intracytoplasmiques (fig. 335, 337, 338). Ces fibrilles se relient aux lames collagènes situées entre les cellules. J'ai pu m'assurer que ces fibrilles ne sont autre chose que les fibrilles collagènes qui entouraient les cellules et qui ont été incorporées par le cytoplasme. Ces fibrilles deviennent intracellulaires parce que le cytoplasme les dissocie et les englobe lorsqu'il se gonfle en atteignant un volume souvent dix fois supérieur à son volume primitif. Leur présence témoigne de la nature conjonctive de ces divers éléments.

Les fibrilles collagènes devenues intracytoplasmiques constituent au dehors de la cellule un réseau qui bientôt ne se colore plus exacementt

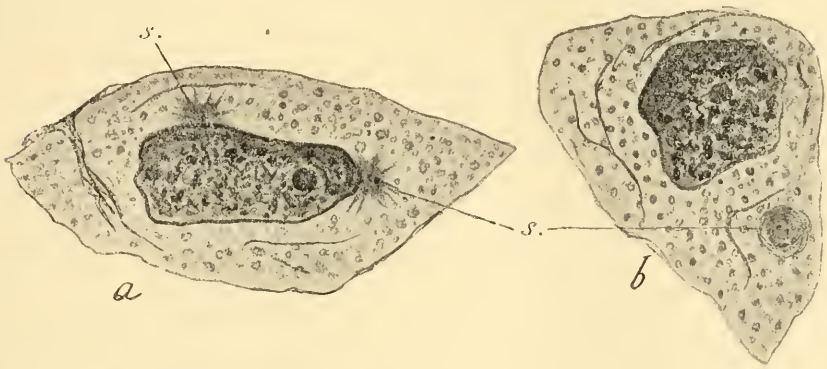


Fig. ci. Cellules glandulaires du testicule d'*Axolotl*. L'une *a* a deux centrosomes ; l'autre *b* un centrosome à structure écailleuse ; fibres collagènes incluses dans le cytoplasme, *s*, sphère.

comme le conjonctif. Ce réseau intracellulaire de fibres collagènes est très analogue à celui qu'ont décrit dans le corps jaune de l'ovaire Mulon (**1910**), Pottet (**1910**), Branca (**1910**). J'ai d'ailleurs pu vérifier dans de nombreuses préparations de corps jaune la similitude entre les deux formations. Cet appareil primitivement extracellulaire ne représente donc rien autre chose que les fibrilles collagènes incorporées par le cytoplasme.

C'est ici le moment de faire remarquer l'analogie frappante de ce tissu glandulaire, qui se développe dans le testicule des Urodèles au moment de l'expulsion des spermatozoïdes, et dans un point seulement du testicule, avec le corps jaune qui se développe dans l'ovaire des mammifères au moment de l'expulsion de l'œuf. C'est plus qu'une analogie, c'est une similitude tellement frappante qu'il est inutile que j'y insiste davantage.

Comme le corps jaune dans les cas de Mulon (**1909**), Van der Stricht (**1912**), qui se forme à la fois aux dépens des cellules contenues dans le follicule et des cellules extérieures, le tissu glandulaire peut se développer

aussi bien aux dépens des cellules de l'intérieur du cyste que des cellules extérieures. Seulement chez les Batraciens, les deux sortes d'éléments sont d'origine mésenchymateuse, tandis qu'on attribue aux cellules folliculeuses des Mammifères une origine épithéliale et une signification de cellules sœurs de l'ovocyte que je ne me permettrais pas de contester.

On peut pousser la comparaison plus loin : il se produit un tissu analogue quoique moins développé autour et à l'intérieur des cystes qui ont phagocyté leurs spermatozoïdes, lorsque ceux-ci se trouvaient en nombre insuffisant (dans les cas cités plus haut). Ce tissu peut être comparé à un corps jaune atrétique.

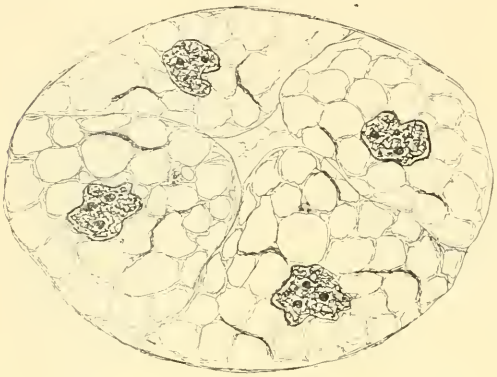


Fig. CII. Tissu glandulaire chez *Triton alpestris* (juin) après dissolution des graisses.

Le tissu glandulaire se développe seulement entre les cystes vides et dans les cystes eux-mêmes, mais pas du tout dans la partie du testicule qui, à cette époque, renferme des gonies de premier et de deuxième ordre et des spermatocytes. Dans cette partie du testicule, les éléments des cystes gardent leurs caractères collagènes.

L'existence du tissu glandulaire est relativement courte, mais il dure de un à deux mois au moins. Il regresse à mesure que se développe la grande poussée spermatogénétique annuelle (de fin juin à fin juillet en moyenne), il occupe une large place dans la glande génitale (fig. 2 et 3).

Le développement des cystes nouveaux qui renferment les spermatogonies et les spermatocytes, repousse les cystes vides et le tissu glandulaire qui s'y est développé vers une extrémité du testicule (fig. 3). Peu à peu, ce tissu dégénère, les cellules se vident de leur contenu qui semble passer dans les espaces lymphatiques et surtout dans les vaisseaux. Et les unes retournent à l'état conjonctif, à l'état de cellules aplaties, tandis qu'une grande partie d'entre elles semblent dégénérer complètement, et finir par cytolyse (1).

(1) Au moment de la grande poussée de spermatogénèse, les cystes pleins de spermatocytes repoussent et aplatissent les cystes formés lors de la préspermatogénèse (voir page 41) en même temps que le tissu glandulaire. La plupart des éléments ainsi laminés disparaissent et dégénèrent, il en est pourtant un certain nombre qui se transforment, je crois, en cellules aplaties. Un phénomène comparable s'observe d'ailleurs chez les Anoures.

Il est à remarquer aussi que les vaisseaux qui normalement sont peu développés dans le testicule des Urodèles, sont très nombreux et très larges entre les cystes glandulaires pendant leur dégénérescence.

CELLULES DU CYSTE ET DE SERTOLI CHEZ LES ANOURES

La présence à peu près constante de tubes ou d'ampoules séminifères chez les Anoures va nous obliger à traiter séparément les cellules intertubulaires : cellules de paroi des tubes, et cellules interstitielles, et les cellules intratubulaires : cellules folliculeuses ou cellules des cystes; mais il faut se rappeler que, jusqu'à une époque déjà avancée du développement, les deux sortes de cellules sont encore confondues (fig. v).

Les cellules du cyste évoluent à peu près comme celles des Urodèles. Il n'y a pas chez les Anoures (sauf quelquefois chez *Bombinator*) de cloisonnement en cystes secondaires. Les cellules du cyste sont aplaties autour des spermatogonies. Rarement on décèle à côté d'elles une lame collagène. Elles se multiplient par mitose.

De même que chez les Urodèles, elles s'introduisent entre les spermatogonies primitives, mais non entre les spermatogonies secondaires qu'elles enferment dans un même cyste en s'aplatissant de plus en plus.

Elles restent sans modification, comme chez les Urodèles, jusqu'à ce que les cellules du cyste se transforment en spermatozoïdes. Vers ce moment, le cyste se rompt et les cellules du cyste commencent à prendre les caractères de cellules glandulaires, toujours comme chez les Urodèles. Mais en même temps, elles se rapprochent des parois du tube séminifère autant du moins que le tube séminifère est encore nettement limité à ce moment.

Comme tous les cystes ne se rompent pas en même temps, surtout chez *Rana esculenta, Bufo,* il existe en tout temps des éléments d'aspect glandulaire le long des parois des tubes séminifères et il est assez difficile de reconnaître à première vue que ces éléments sont bien des cellules du cyste transformées. Cela est même impossible si l'on examine un testicule à un moment quelconque de l'année. Les choses s'éclairent si on suit les transformations des cystes chez une espèce comme *Rana temporaria,* où la poussée spermatogénétique est parfaitement régulière, et où l'évolution de toutes les gonies est synchrone. On voit alors qu'à un certain moment, il n'y a à l'intérieur des tubes que des cellules de cystes (août) et pas de cel-

lules glandulaires, parce qu'il n'y a pas encore de spermatozoïdes formés dans le testicule à ce moment. On voit en suivant le phénomène, que les cellules glandulaires se reforment aux dépens des cellules des cystes dès que les cystes se rompent.

Au moment où la spermatogénèse bat son plein, il y a le plus souvent des fusées de tissu intestitiel qui pénètrent dans les tubes; le cloisonnement de la glande paraît même être quelquefois complètement remanié; il est alors impossible de distinguer les cellules du cyste des éléments intrus qui prennent le même aspect glandulaire dès qu'ils cessent d'être comprimés entre les cellules voisines. Les spermatozoïdes se dirigent avec une prédilection marquée vers ces fusées de tissu interstitiel.

D'ailleurs, il est une observation qui montre bien que, pas plus chez les Anoures que chez les Urodèles, on ne doit établir de différence absolue entre les cellules du cyste et les autres éléments conjonctifs du testicule, c'est que constamment, les produits de l'élaboration du cytoplasme, l'aspect du noyau, tous les caractères cytologiques en un mot, sont à peu près les mêmes pour les éléments intra et extratubulaires chez une même espèce, tandis qu'ils diffèrent d'une espèce à l'autre.

Les cellules du cyste, une fois transformées en cellules glandulaires, et appliquées contre les parois du tube qui s'est reformé après la grande poussée spermatogénétique, ont tout à fait l'aspect des cellules de Sertoli des Mammifères : elles semblent constituer un syncytium le long de la paroi des tubes, les spermatozoïdes viennent se grouper vers le noyau en pénétrant dans leur cytoplasme. Ce groupement très net chez *Rana temporaria* est moins net chez *Bufo*, *Hyla*, pas du tout chez *Rana esculenta*.

Chez *Bombinator*, ainsi que l'a noté Von La Valette Saint-George, il n'y a aucun ordonnancement des spermies et les éléments nourriciers constituent, à l'intérieur des tubes, une sorte de réseau lâche dans lequel les spermatozoïdes sont disposés d'une manière quelconque.

Le noyau des cellules spermatophores est beaucoup plus gros que ne l'était celui des cellules des cystes, il est pourvu en général d'un gros nucléole complexe et d'un canalicule nucléaire. Le cytoplasme renferme des mitochondries et des enclaves à peu près identiques, comme nous l'avons dit, à celles des cellules interstitielles, mais cependant moins abondantes. Les variations spécifiques ou saisonnières que je décrirai dans la nature des enclaves interstitielles sont valables pour les cellules intratubulaires ou tout au moins les modifications de l'un et l'autre élément vont de pair.

Au moment de l'excrétion des spermatozoïdes, une partie des cellules qui les portent est excrétée avec eux, le reste subit une hypertrophie considérable. Ces phénomènes sont extrêmement nets chez *Rana temporaria* où les spermatozoïdes sont expulsés du testicule en même temps et où cette expulsion est suivie de phagocytose des spermatozoïdes restants tout comme chez les Urodèles. Ils ne sont pas aussi nets chez *Rana esculenta*, *Bufo*, et en général chez les autres Anoures, parce qu'il se produit à ce moment des poussées préspermatogénétiques qui gênent pour une bonne observation des éléments intratubulaires.

Cependant, même chez *Rana esculenta* par exemple, où ces poussées préspermatogénétiques sont considérables, où des dégénérescences oviformes nombreuses viennent encore compliquer l'image, on peut s'assurer que les phénomènes se passent comme chez les autres espèces ; d'ailleurs, le tissu glandulaire est immédiatement étouffé par la poussée spermatogénétique vraie qui, chez cette espèce, commence presque aussitôt après l'accouplement. (Voir page 46).

Le développement de la spermatogénèse vraie étouffe les cellules glandulaires qui disparaissent complètement à un moment donné chez *Rana temporaria*, tandis qu'il en existe toujours plus ou moins chez les espèces où la spermatogénèse se fait en plusieurs poussées successives : (*Rana esculenta*, *Bufo*), parce qu'il y a des spermatozoïdes formés avant la poussée principale, et parce que la production des cystes à spermatocytes qui occupent le plus de volume est répartie sur un temps plus long.

En somme, les choses se passent chez les Anoures à peu près exactement comme elles se passent chez les Urodèles, mais l'interprétation des préparations n'est possible que si on connait ces derniers.

LE TISSU INTERSTITIEL CHEZ LES ANOURES

Le tissu interstitiel des Batraciens a été assez peu étudié. Le seul travail important est celui de Friedmann (1896), qui porte sur *Rana esculenta*. Friedmann conclut que le tissu interstitiel sert à nourrir les cellules sexuelles en voie de spermatogénèse. Je me suis élevé (1909) contre cette idée en me basant sur la disparition du tissu interstitiel au moment où ces éléments sont le plus nombreux. La corrélation qu'il est permis d'entrevoir entre le tissu interstitiel et la spermatogénèse ne doit pas être cherchée dans une utilisation directe des enclaves pour la nutrition des

cellules sexuelles. Ce serait une explication bien grossière, qui est d'ailleurs insoutenable devant les faits.

Ganfini (1902), dans son travail sur le tissu interstitiel, donne quelques indications sur les cellules interstitielles des Batraciens. Il a vu chez Triton quelque chose qu'il a appelé du tissu interstitiel ; je ne sais pas à quoi ses figures correspondent ? Il indique que le tissu interstitiel est absent chez la plupart des Urodèles. Il se prononce pour l'origine épithéliale du tissu interstitiel, sans aucune preuve d'ailleurs.

Variations spécifiques. — Le tissu interstitiel du testicule est, nous l'avons vu, plus ou moins développé, suivant les espèces, mais sa structure diffère assez peu. J'ai bien suivi son évolution dans deux espèces qui représentent deux types opposés : *Rana esculenta* et *Rana temporaria*.

Chez *Rana esculenta*, on trouve du tissu interstitiel bien développé toute l'année, sauf au moment où la spermatogénèse est à son maximum. Ce tissu, examiné l'hiver, se montre constitué par cinq à sept couches de cellules polyédriques, à cytoplasme littéralement bourré d'enclaves lécithiques, à noyau assez gros qui se moule un peu sur les grains de graisses les plus voisins de lui. Ces éléments sont groupés en nodules irréguliers autour des vaisseaux ou en travées le long de la paroi des tubes (fig. CIII, 6).

Chaque nodule est généralement limité par des cellules aplaties, d'aspect conjonctif, dont le cytoplasme mince est quelquefois doublé d'une lame collagène.

Les tubes séminifères sont de même limités par des cellules aplaties doublées de lamelles conjonctives. Ces lamelles ne constituent d'ailleurs pas au tube une enveloppe parfaitement indépendante, on en voit qui se continuent avec les lames conjonctives qui séparent les travées de tissu interstitiel, ou avec les lames collagènes que différencient quelquefois les cellules des cystes, dans l'intérieur du tube séminifère. Cette dernière disposition ne s'observe guère que chez *Bombinator*.

Le noyau des cellules interstitielles renferme deux ou trois nucléoles assez gros, souvent complexes. La sphère est visible à côté de lui lorsque les grains de graisse ne sont pas trop nombreux.

La substance grasse dont est bourré pendant l'hiver le tissu interstitiel est une lécithine très riche en phosphore. J'ai pu en extraire suffisamment pour m'assurer de sa richesse en phosphore par les procédés chimiques ordinaires. De cette richesse en phosphore témoigne encore ce fait qu'elle se colore en gris par les liquides osmiques et se dissout dans le baume du Canada après fixation osmique (Cf. Mulon) (fig. CIII).

Lorsque ces enclaves commencent à se développer (en septembre-octobre), elles sont précédées par des grains colorables par la méthode d'Altmann. Alors déjà que les graisses se colorent par l'acide osmique (octobre-novembre), on décèle encore un substratum colorable par le violet de gentiane ou par la fuchsine, puis ce substratum disparaît (décembre-janvier).

Ces graisses paraissent peu modifiées jusqu'au printemps, vers les mois de mai-juin. Elles subissent alors des modifications extrêmement importantes. En même temps que les enclaves deviennent moins volumineuses, elles se dissolvent de moins en moins après fixation osmique et finissent par ne plus se dissoudre du tout. Ainsi, tandis qu'en décembre-janvier (fig. 363), la graisse de l'interstitielle disparaît complètement en vingt-quatre heures, en mai il reste quelques grains gris et en juin elle se conserve presque complètement et à peu près indéfiniment ; mais à ce moment les grains de graisse sont moins nombreux et moins volumineux (fig. 365). Il en est cependant quelques-uns qui deviennent très gros comme s'ils se formaient par confluence de grains plus petits.

Fig. CIII. Tissu interstitiel chez *Rana esculenta* après dissolution des graisses.

En même temps que les graisses interstitielles deviennent ainsi moins labiles, on voit apparaître dans les cellules de Sertoli des plages irrégulières de substances qui se teintent légèrement en gris par l'acide osmique et qui se colorent avec les couleurs d'aniline après fixation chromique (fig. 367).

Ce sont des flaques assez larges, comme des bulles, qui donnent par leur disposition l'impression de partir du tissu interstitiel, elles rappellent tout à fait les enclaves mises en évidence par Regaud dans le tissu sertolien des Mammifères. On peut d'ailleurs les colorer par la méthode de cet auteur. Je ne doute pas qu'il s'agisse là d'une substance (lécithine, ou

protagon, ou cérébroside) très riche en phosphore et je tiens à appeler l'attention sur la corrélation entre l'apparition de cette substance et la disparition de la labilité de la graisse interstitielle. Je ne doute pas que le phosphore qu'on trouve alors à l'intérieur des tubes soit d'origine interstitielle. Ces substances disparaissent d'ailleurs assez rapidement. Il est à remarquer qu'à ce moment, les cellules intratubulaires présentent un aspect sensiblement différent de celui des cellules interstitielles, contrairement à ce qu'on observe couramment.

Lorsque se développent dans le testicule de nombreux cystes à spermatocytes (aussitôt après l'expulsion des spermatozoïdes chez *Rana esculenta*), les cellules interstitielles qui paraissaient avoir subi un nouvel accroissement, peu net d'ailleurs, au moment de l'évacuation des tubes séminifères, diminuent peu à peu d'importance à mesure que leurs enclaves disparaissent progressivement. Bientôt (août), on n'y trouve plus que peu de graisse (fig. 12, 352).

Je ne puis dire exactement comment disparaît cette graisse (1), ni où elle va. Est-elle résorbée par les vaisseaux? Est-elle utilisée directement, ainsi que le veut Friedmann, pour la nutrition des éléments spermatocytaires qui évoluent alors? Je ne puis me prononcer nettement contre la possibilité de ce rôle; on observe des grains de graisse assez abondants dans les tubes séminifères au moment où les cellules sexuelles commencent à se multiplier, et les enclaves sont plus réduites lorsque les cellules sexuelles sont les plus nombreuses, ce qui peut faire penser qu'une partie au moins des enclaves du tissu interstitiel est utilisée pour la nutrition des éléments séminaux.

Lorsque la spermatogénèse est en pleine évolution, le tissu interstitiel est réduit à quelques travées de cellules aplaties, à cytoplasme très réduit et qui élaborent alors des fibres collagènes peu nombreuses mais évidentes. C'est un véritable tissu conjonctif (fig. 352).

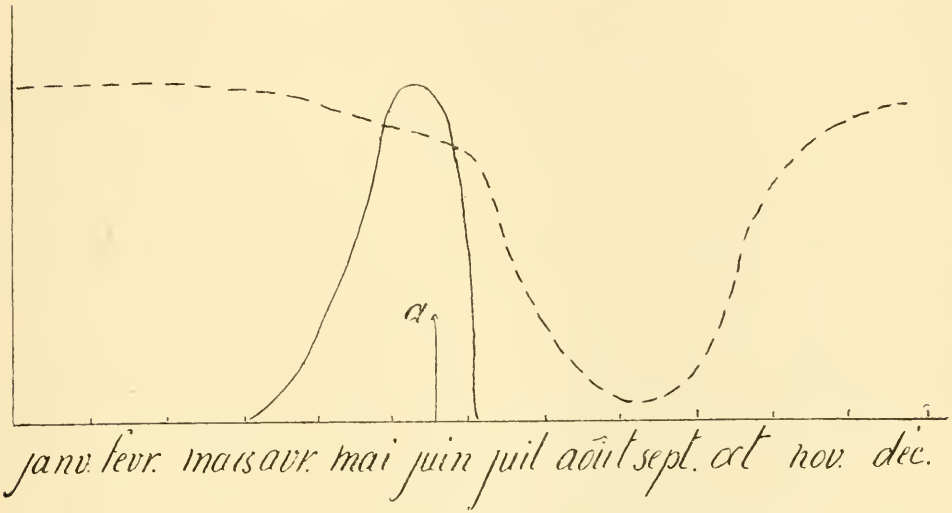
A ce moment, on ne distingue plus les cellules interstitielles des cellules de paroi des tubes séminifères, tous les éléments extratubulaires sont parfaitement semblables. Ils ne diffèrent pas non plus des cellules des cystes qui, à ce moment, sont aplaties autour des spermatogonies et des spermatocytes.

Le tissu intertubulaire pousse bientôt des sortes de fusées entre les cystes, à l'intérieur des tubes séminifères. Ce phénomène est moins mar-

(1) Il ne s'agit ici que de la graisse indélébile qui subsiste après le passage de substances phosphorées dans les tubes séminifères.

qué chez *Rana esculenta* que chez *Rana temporaria* où il peut aller, ainsi que nous le verrons, jusqu'à un remaniement complet du cloisonnement primitif du testicule. Cependant, il est nettement visible. Cette différence est attribuable à ce que chez *Rana esculenta*, la spermatogénèse se fait en plusieurs poussées successives, et chez *Rana temporaria* en une seule poussée, ce qui fait que chez cette dernière espèce, les phénomènes de compression sont plus intenses à un certain moment.

Dès qu'il s'est formé des spermatozoïdes, on les voit se diriger aussi

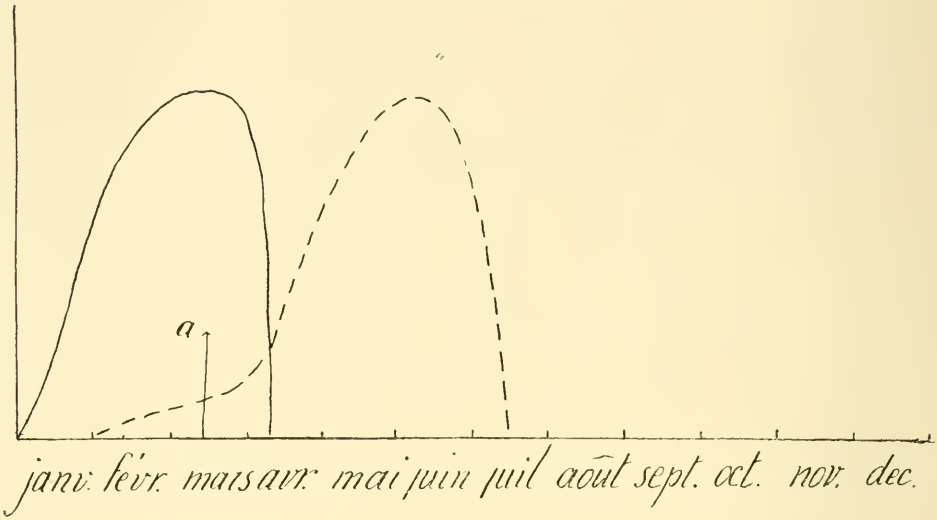


V. Caractères sexuels secondaires et tissu interstitiel chez *Rana esculenta*. Les caractères sexuels secondaires sont appréciés approximativement par le développement des brosses copulatrices. Le tissu interstitiel comme graphique I.

bien vers les fusées de tissu interstitiel que vers les cellules du cyste (fig. CIV). Les deux sortes d'éléments ont à ce moment une évolution tout à fait identique : tant qu'ils sont comprimés entre de grosses cellules de la lignée sexuelle, ils conservent les caractères de cellules aplaties d'aspect conjonctif, et on les trouve appliqués sur de fines fibrilles qui se colorent comme le tissu collagène. Dès qu'ils trouvent un espace libre, qu'ils cessent d'être comprimés, ils prennent les caractères des cellules de SERTOLI et les spermatozoïdes se dirigent vers eux.

Les spermatozoïdes ont même à ce stade une préférence marquée pour les fusées de tissu interstitiel. Cela est explicable parce que ces éléments sont en masses plus ou moins considérables, tandis que les cellules du cyste sont relativement isolées. Il est naturel que l'action des cellules les plus nombreuses soit prépondérante.

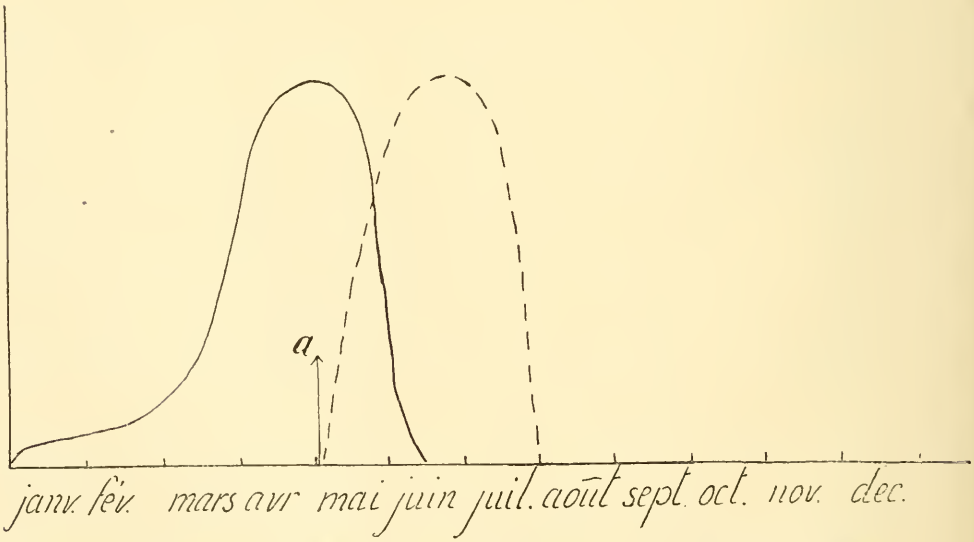
Lorsque la spermatogénèse a fini d'évoluer, les parois des tubes se reforment peu à peu et les cellules situées entre eux recommencent à éla-



VI. Caractères sexuels secondaires et tissu interstitiel chez *Rana temporaria*.

borer des produits de sécrétion. Il n'est pas rare que pendant ce remaniement, des gonies primitives se trouvent isolées au milieu du tissu interstitiel.

J'ai suivi l'évolution du tissu interstitiel avec moins de soin chez *Bufo*



VII. Caractères sexuels secondaires et tissu glandulaire chez *Triton alpestris*. Les caractères sexuels secondaires sont appréciés approximativement par le développement de la crête et des couleurs brillantes.

calamita, *Bufo vulgaris*, *Hyla arborea*, *Alytes obstetricans*, mais elle ne m'a pas paru différer essentiellement de ce qu'elle est chez *Rana esculenta*. Je dois dire cependant que chez *Bufo vulgaris*, je n'ai pas observé le mélange des cellules interstitielles avec les cellules intratubulaires, mais je n'ai jamais trouvé de testicules de cette espèce avec une spermatogénèse aussi intense que chez *Rana esculenta* en août. La spermatogénèse paraît se faire chez *Bufo* en plusieurs petites poussées et je n'y ai jamais retrouvé la grande poussée de *Rana esculenta* et surtout de *Rana temporaria*. Il est possible d'ailleurs que, par suite d'une sériation moins serrée, ce stade m'ait échappé chez cette espèce.

Fig. CIV. Pénétration de cellules interstitielles dans les ampoules séminifères chez *Alytes* (juillet).

Chez les crapauds et l'*Alytes*, les cellules interstitielles renferment, entre autres enclaves, du pigment en abondance.

Rana temporaria. — Cette espèce a un tissu interstitiel tout différent de celui de *Rana esculenta* par son évolution. Pendant l'hiver, il n'y a pas de tissu interstitiel. Les tubes séminifères au lieu d'être arrondis comme chez *Rana esculenta*, *Bufo*, ont une section à peu près hexagonale et ces hexagones ne laissent entre leurs angles que de très petits espaces où l'on trouve seulement des vaisseaux capillaires avec quelques cellules conjonctives et, çà et là, des cellules pigmentaires. Rien ne ressemble à des cellules glandulaires (fig. 8).

Le tissu interstitiel ne se développe chez cette espèce que lorsque les tubes séminifères se vident. Il est donc exactement comparable au tissu inter-cystique des Urodèles. Il atteint alors un grand développement, se charge d'enclaves lécithiques pendant que les éléments de l'intérieur du tube subissent la même transformation.

Ce tissu est bien développé dans le testicule pendant les mois de mai-juin (fig. 10 et 14). Il régresse avec le début de la spermatogénèse. La compression du tissu interstitiel par les cystes d'éléments en évolution le ramène à un état analogue à ce qu'on trouve chez *Rana esculenta* à la même époque (fig. 7) : travées de cellules aplaties à caractère conjonctif.

Ces travées envoient des fusées importantes à l'intérieur des tubes ; souvent ces fusées se réunissent en une cloison qui remanie ainsi complètement le cloisonnement de la glande génitale. Lorsque les spermatides se transforment en spermatozoïdes, il se produit une décompression et, aux points où cela a lieu, les éléments mésenchymateux prennent tous le caractère glandulaire qu'ils soient d'origine extratubulaire ou d'origine intratubulaire. Peu à peu, les cloisons conjonctives se rétablissent d'une manière définitive, et les cellules aplaties qui d'abord n'étaient séparées que par des fibres ou lames collagènes peu développées, élaborent des lames conjonctives épaisses qui constituent au tube séminifère une véritable paroi. Toutes les cellules des travées les plus importantes se trouvent employées à la reconstruction de ces cloisons. Il ne reste pas de cellules interstitielles, il ne reste d'ailleurs pas d'interstices.

CONSIDÉRATIONS SUR LES ÉLÉMENTS GLANDULAIRES DU TESTICULE

Cellules des cystes et cellules de Sertoli

Les éléments glandulaires du testicule des Batraciens ont tous, à un moment donné de leur existence, l'aspect de cellules mésenchymateuses. Je me suis prononcé nettement, à propos du développement, pour l'origine mésenchymateuse de ces éléments.

La vieille discussion soulevée maintes fois entre Plato (1897) et Friedmann, Regaud et Loisel, pour déterminer si les cellules interstitielles sont d'origine épithéliale ou d'origine mésenchymateuse, n'a pas de raison d'être chez les Batraciens, les cellules interstitielles sont sans aucun doute d'origine mésenchymateuse. La discussion n'est d'ailleurs pas d'un intérêt passionnant.

Il me semble plus intéressant de discuter l'origine des cellules folliculeuses ou cellules du cyste, qui sont chez les Batraciens l'origine des cellules de Sertoli, parce que l'idée de leur origine mésenchymateuse que je défends, est contraire à ce qu'on avance généralement chez tous les

Vertébrés. La question présente en somme l'intérêt suivant : il s'agit de savoir si les cellules de SERTOLI sont des cellules sœurs des cellules sexuelles, jouant vis-à-vis d'elles un rôle un peu comparable à celui que jouent les cellules névrologiques vis-à-vis des cellules nerveuses, ou si ce sont des éléments tout à fait indépendants.

Le fait que les gonocytes peuvent apparaître différenciés déjà comme cellules sexuelles alors qu'on ne trouve pas toujours entre eux de cellules folliculeuses, plaide contre l'origine commune. Qui admet les gonocytes différenciés de très bonne heure aux dépens d'un gonotome par un processus qui peut être comparé de loin à la différenciation précoce des cellules sexuelles chez certains Invertébrés (1) : *Ascaris*, *Sagitta*, etc., admettra difficilement que de ce même gonotome proviennent des éléments dont l'évolution ne rappelle jamais en rien celle des gonocytes, et qui jamais ne leur ressemblent.

Il faudrait, pour trouver des cellules sœurs des cellules sexuelles, admettre comme DUSTIN qu'il y a une deuxième lignée de gonocytes constitués aux dépens des cellules sexuelles. Je n'ai jamais vu cela, et je crois que DUSTIN a été impressionné par les données classiques établies pour les Vertébrés supérieurs.

Enfin, ces cellules soi-disant épithéliales se mêlent assez volontiers aux cellules mésenchymateuses, et dans certains cas il est impossible de les en distinguer (cellules du cyste des gonies I, des Urodèles, fusées de tissu interstitiel, remaniement du cloisonnement en cystes) ; dans certains cas aussi, les cellules mésenchymateuses viennent jouer le même rôle qu'elles (cellules interstitielles jouant le rôle des cellules de SERTOLI) (fig. CIV, 352).

Je considère les cellules du cyste et leurs dérivés comme des cellules mésenchymateuses un peu différentes des autres à cause de leur voisinage avec les éléments sexuels. Les variations d'une de ces cellules dues aux variations de l'élément sexuel en contact (changement de la cellule du cyste en cellule de SERTOLI, lorsque les spermatides se transforment en spermatozoïdes) sont bien plus considérables que les différences qui les séparent des cellules mésenchymateuses. Je pense donc qu'il y a dans le testicule deux sortes d'éléments distincts : les cellules sexuelles venues du gonotome et les cellules accessoires venues du mésenchyme. La distinction entre les deux sortes d'éléments est d'ailleurs défendue par WATASÉ

(1) Il faut convenir qu'à mesure que nos méthodes se perfectionnent, nous rapprochons de plus en plus les Vertébrés de ce schéma (DUSTIN etc.).

(1892), Waldeyer (1870), Stephan, Walker et Embleton (1906), Von Bardeleben (1897), Benda (1).

J'avoue que, malgré l'opinion de ces auteurs, j'ai été très impressionné par les faits contraires mis en évidence par Prenant (1887), Schönfeld (1901), Montgommery (1911), Winiwarter (1912), chez les Mammifères, c'est pourquoi j'ai employé les mots de cellules du cyste et non cellules folliculeuses, cellules de Sertoli, afin de ne pas préjuger d'homologies qui peut-être n'existent pas entre les anamniotes et les amniotes.

Je me contenterai donc de conclure provisoirement que ce qu'on observe chez les Batraciens est en opposition avec ce qu'on sait des Vertébrés supérieurs. Je ne puis discuter ce qui se passe chez ces derniers, ne les ayant pas suffisamment étudiés par moi-même.

J'ai indiqué que dans certains cas, des cellules interstitielles pouvaient passer dans les tubes séminifères. Je m'en suis servi pour montrer qu'il n'y a pas de différence fondamentale entre les deux sortes d'éléments. Un fait semblable a été signalé par Von Bardeleben (1897) et par Watasé (1892). Je n'irai pas comme ces auteurs jusqu'à dire que normalement les cellules de Sertoli se forment aux dépens des cellules interstitielles, puisque j'ai montré que leur origine normale était autre, qu'elles provenaient des cellules du cyste.

J'appelle enfin l'attention sur ce fait que les cellules du cyste se multiplient par mitoses tant qu'elles ne sont pas différenciées, et par clivage dès qu'elles deviennent glandulaires et qu'elles ont une évolution limitée. Dans l'ancienne discussion de la valeur relative de l'amitose et de la mitose, c'est un argument de plus en faveur de la signification dégénérative de la division directe.

Rôle du tissu glandulaire interstitiel

Il est bon de revenir un peu sur la signification physiologique du tissu interstitiel. On en a donné deux interprétations principales : Selon les uns, c'est un tissu nourricier qui élabore des matériaux destinés aux tubes séminifères ; selon les autres, c'est une glande à sécrétion interne.

Le tissu glandulaire des Urodèles ne peut être, par sa situation, qu'une glande à sécrétion interne, ou bien il ne sert à rien, ce qui est difficile à

(1) J'ajouterai même qu'on est en droit de supposer, par comparaison avec les vertébrés, que les cellules sexuelles sont différenciées comme telles ou plutôt sont destinées à devenir sexuelles avant qu'on ne puisse les distinguer des autres. Ce qui m'incline à le croire, c'est, je l'ai dit, que plus nos méthodes d'investigation se perfectionnent, plus nous reculons l'époque de leur différenciation.

admettre. Chez certains Anoures (*Rana esculenta*), le tissu interstitiel joue incontestablement le rôle de réservoir pour les matières de réserve destinées aux tubes séminifères (substances phosphorées), mais rien ne prouve que ce soit là son seul rôle. Ces substances de réserve cédées par le tissu interstitiel aux tubes séminifères sont destinées aux spermatozoïdes formés et non aux éléments de la lignée séminale ainsi qu'il résulte de la constatation qu'ils apparaissent dans les cellules de Sertoli en mai-juin, et ont disparu en juillet quand débute la formation des spermatocytes.

Ce rôle du tissu interstitiel n'est pas constant et nécessaire, puisque les cellules de Sertoli du *Bombinator* et des Urodèles fabriquent bien ces substances sans tissu interstitiel, en empruntant directement les matériaux au sang. C'est en somme un relais facultatif. L'existence de ce relais s'explique suffisamment parce que, chez *Rana esculenta*, *Bufo* et autres, le tissu interstitiel étant entre les vaisseaux et les tubes séminifères, il faut que les substances nutritives passent par lui pour arriver à ces tubes.

Si j'insiste sur ce rôle facultatif du tissu interstitiel, c'est qu'il me semble expliquer assez bien les variations spécifiques considérables de ce tissu. Mais il est certain que le tissu glandulaire des Urodèles est une glande à sécrétion interne assez comparable au corps jaune et que le tissu interstitiel des Anoures a surtout et avant tout le même rôle.

Phénomènes de l'élaboration dans une glande endocrine

J'ouvre ici une courte parenthèse pour décrire ce que je n'ai pas fait encore, les processus de sécrétion dans ce tissu glandulaire qui, par la grandeur des éléments, est un objet de premier choix pour une étude applicable à toutes les glandes à sécrétion interne du type corps jaune, surrénale. Il est favorable aussi parce qu'on peut sérier les stades avec une sécurité qu'on ne trouve pas ailleurs.

L'origine de la cellule glandulaire est une cellule conjonctive à noyau allongé, à cytoplasme très réduit et entourée de fibrilles collagènes disposées en une sorte de réseau. Le noyau de cet élément présente de nombreux nucléoles, le cytoplasme renferme quelques chondriocontes longs. J'ai pu m'assurer dans quelques cas favorables, qu'il existe un centre cellulaire représenté par un diplosome situé à une extrémité du noyau, généralement dans une petite fossette de la membrane nucléaire. Lorsque cette cellule se transforme en cellule glandulaire, on observe tout d'abord un gonflement considérable du cytoplasme, qui dissocie et englobe,

comme je l'ai dit, les fibrilles collagènes qui l'entourent. En même temps, le chondriome change d'aspect : on ne trouve plus que quelques rares chondriocontes et beaucoup de mitochondries granuleuses (fig. 361). Rapidement, les grains deviennent de plus en plus gros ; ils deviennent bientôt moins colorables par le krystalviolett et se colorent par l'alizarine. Bref, ils prennent les caractères de chondrioplastes (fig. 362). On les voit, en effet, se recouvrir de graisse et ils sont bientôt remplacés par des grains d'une substance grasse très labile. Ces grains continuent à grossir alors que leur substratum a disparu complètement.

En même temps, le noyau se gonfle, les nucléoles deviennent plus gros et moins nombreux. La sphère sort de cette espèce de petite niche qu'elle occupait et vient se placer au milieu du cytoplasme. Les corpuscules centraux ne paraissent pas modifiés, mais la substance qui constitue le centrosome se gonfle considérablement (fig. CI). Souvent, elle se délamine à la périphérie en écailles qui rappellent tout à fait celles qui entourent les nebenkerne de certaines cellules glandulaires, et cette observation me confirme dans l'opinion que ces nebenkerne ne sont autre chose que des sphères attractives.

J'ai vu fréquemment deux sphères incontestables dans une même cellule glandulaire, mais je n'ai pu suivre la bipartition du centrosome. Y avait-il deux centres dans la cellule conjonctive primitive? ou le centre unique s'est-il divisé lors de la transformation en cellule glandulaire? Je ne sais. En tous cas, il faut rapprocher cette observation de l'existence fréquente de deux centres dans les spermatogonies en voie de transformation oviforme. Il faut remarquer que comme dans les cellules oviformes, le centrosome n'occupe généralement pas la situation qu'on pourrait prévoir conformément au schéma de Heidenhain, il est excentrique et se transporte vers le point du cytoplasme où se fait l'élaboration la plus active de deutoplasme. Ceci est très net dans les cellules glandulaires des Urodèles. On voit les grains d'origine mitochondriale se grouper autour du centrosome et c'est autour du centrosome qu'ils se transforment en graisse avec prédilection. Il n'est pas rare de trouver dans ces éléments une sorte de corps mitochondrial qui rappelle celui des spermatogonies (fig. 362).

Lorsque la graisse a envahi tout le cytoplasme, il ne reste du chondriome que quelques rares chondriocontes épars dans les travées de cytoplasme qui séparent les boules graisseuses, un peu plus nombreux aux pôles du noyau. Les graisses du tissu glandulaire du testicule des Urodèles sont des

graisses phosphorées très labiles, comme celles du tissu interstitiel des Anoures.

Cette courte étude (1) et l'étude des cellules sexuelles confirment pleinement le résultat auquel je suis arrivé en étudiant la cellule intestinale : L'élaboration d'enclaves, ou si l'on veut, les processus sécrétoires sont liés à des transformations du chondriome. L'image de chondrioconte long est une image de repos sécrétoire ; l'image de mitochondries granuleuses est une image d'activité indiquant une transformation imminente. On doit distinguer les chondrioplastes des mitochondries. Les mitochondries sont définies comme je l'ai dit déjà : filaments ou grains susceptibles de reformer des filaments. Les chondrioplastes sont caractérisés par leur taille plus grande, leur colorabilité souvent différente, mais surtout parce qu'ils ne sont plus susceptibles de reformer des filaments, ils sont voués à la transformation en enclaves (2).

J'ajouterai ici que l'exemple des spermatogonies montre que les chondriocontes se reforment aux dépens des mitochondries bactéroïdes ou granuleuses, non par soudure des grains les uns aux autres (ou exceptionnellement), mais par végétation, par croissance de ces grains qui se transforment en bâtonnets courts, puis en filaments de plus en plus longs. (Voir la série des figures planche VII.)

L'expression de *filaments végétatifs* employée par Altmann est véritablement géniale, elle renferme toute cette série d'explications et on ne peut que la paraphraser.

Rôle de la sécrétion interne du tissu interstitiel

Cette question Cytologique résolue, cherchons à déterminer le rôle de la sécrétion interne du tissu interstitiel. Il est certain que des expériences physiologiques pourraient seules trancher la question. J'ai fait de telles expériences, et je n'avais même entrepris ce travail que pour cela ; malheureusement tout ce que j'ai fait avant de connaître exactement l'évolution du tissu glandulaire du testicule des Batraciens a porté à faux comme il est aisé de le comprendre. Les expériences que j'ai entreprises à nouveau sont loin d'être terminées.

(1) Je ne m'occupe pas ici du mécanisme de l'excrétion que j'étudierai à part.

(2) Je rappelle ici qu'à propos de la cellule intestinale je n'ai pas admis que les enclaves étaient formées par transformation des mitochondries, mais qu'elles se formaient au contact des mitochondries, la substance de ces dernières participant peut-être à leur formation, concurremment avec le cytoplasme hyalin. C'est donc sous réserve que j'emploie l'expression de *transformation* en enclaves.

On peut cependant, sans expérimentation, répondre à un certain nombre de questions, parce que les variations saisonnières du tissu interstitiel réalisent la plus belle des expériences.

J'ai étudié tout d'abord le rapport de la glande endocrine testiculaire avec les caractères sexuels secondaires. Cette idée devait me venir à l'esprit tout d'abord, à cause des expériences démonstratives réalisées par Ancel et Bouin chez les Mammifères.

Je dois dire que je n'ai pu trouver de rapport net entre le développement des caractères sexuels secondaires et le développement du tissu glandulaire. Les courbes des graphiques montrent que chez les animaux où le tissu glandulaire n'a qu'une existence éphémère, les caractères sexuels secondaires (pouce de la grenouille, crête et belles couleurs du triton) apparaissent avant lui et atteignent leur maximum avant lui ; ils commencent à régresser alors que le tissu glandulaire est encore bien développé.

L'accouplement a lieu à une époque où le tissu glandulaire est bien développé, ce qui fait qu'on pourrait invoquer l'action du tissu interstitiel dans les phénomènes du rut. Cependant, il faut remarquer que chez *Rana esculenta* le tissu interstitiel est bien développé en dehors du rut, et que la concordance observée chez *Rana temporaria*, *Triton*, s'explique parce que le tissu interstitiel se développe vers le moment où les tubes ou ampoules séminifères se vident et que ce moment précède un peu l'époque de l'accouplement. Sur des grenouilles rousses capturées au moment où elles s'accouplent, j'ai trouvé du tissu interstitiel en quantité très variable. En tous cas, chez les Batraciens, l'action du tissu glandulaire sur les caractères sexuels secondaires ne se fait pas sentir immédiatement.

Cela ne prouve pas, en effet, qu'il n'y a pas une action à longue échéance. Nussbaum (**1905**) a montré que la castration des grenouilles retentissait sur le développement du pouce copulateur par l'intermédiaire du système nerveux. Il se peut que ce réflexe complexe soit lent et que le tissu glandulaire du testicule n'ait d'action que sur les caractères sexuels qui se développent six mois après. J'ai même des raisons de penser qu'il en est bien ainsi, car, chez une grenouille castrée immédiatement avant que la brosse copulatrice se développe, cette brosse s'est développée cependant, tandis qu'elle ne se développe pas ou très peu chez les grenouilles castrées depuis un an. On comprend combien les expériences nécessaires à la démonstration de cette action à longue échéance peuvent être longues à réaliser, si l'on songe surtout que les Batraciens sont difficiles à conserver en bon état pendant un an et plus.

Mais les courbes (gr. V à VII) font penser avant tout, ainsi que je l'ai dit déjà, à une action de la sécrétion interne du tissu glandulaire testiculaire sur la poussée de spermatogénèse. Le fait que la régression du tissu interstitiel, c'est-à-dire la résorption de ses produits de sécrétion coïncide avec l'apparition de la grande poussée de spermatogénèse, semble indiquer que ces produits déterminent l'évolution spermatogène des gonies primitives, soit en agissant sur la multiplication des cellules, soit en agissant indirectement par l'intermédiaire du système nerveux par exemple. A l'appui de cette hypothèse, il faut encore signaler ce fait que les espèces qui ont presque toute l'année du tissu interstitiel (*Rana esculenta*, *Bufo*), ont toute l'année des poussées préspermatogénétiques et ont des poussées spermatogénétiques vraies vers le moment de la régression du tissu interstitiel. Au contraire, les espèces qui, comme *Rana temporaria*, *Triton alpestris* n'ont de tissu glandulaire qu'à un seul moment, n'ont aussi qu'une grande poussée spermatogénétique au moment où ce tissu régresse, avec quelques poussées préspermatogénétiques immédiatement avant la poussée principale. (Voir page 46.)

Le rôle du tissu interstitiel m'apparaît donc comme multiple et je lui attribue au moins trois fonctions :

1° Sécrétion interne agissant sur les caractères sexuels secondaires, comme cela a été mis en évidence par Ancel et Bouin chez les Mammifères. Cette action ne paraît pas immédiate chez les Batraciens, mais semble s'opérer par une voie compliquée et lentement.

2° Sécrétion interne agissant immédiatement pour déterminer la poussée de spermatogénèse (ceci n'est encore qu'une hypothèse, mais très vraisemblable).

3° Rôle de réservoir ou de relais pour les substances destinées à la nutrition des spermatozoïdes (et non des cellules de la lignée séminale). Ce rôle est pour ainsi dire facultatif et ne s'observe que chez certaines espèces.

Il me semble que cette multiplicité de fonctions explique bien certains faits, notamment les variations spécifiques considérables du tissu interstitiel, qu'on ne comprend guère si l'on accepte l'idée de glande à sécrétion interne à l'exclusion de tout autre rôle.

Une question intéressante que j'ai intentionnellement réservée est celle de l'origine du tissu interstitiel qui apparaît chez *Rana temporaria*, après l'évacuation des spermatozoïdes. Il m'a paru se former presque entièrement aux dépens de leucocytes sortis des vaisseaux. On ne voit pas bien d'ailleurs quelle autre origine on invoquerait : les cellules de paroi sont

très peu nombreuses et ne subissent pas de multiplication au moment de la formation du tissu interstitiel. Cette observation est d'ailleurs en parfaite harmonie avec les faits signalés par Bouin et Ancel (**1905**), qui ont vu le tissu interstitiel du testicule chez le cheval se reformer aux dépens de leucocytes extravasés. Chez *Rana temporaria*, on voit au début de la formation du tissu interstitiel de nombreux leucotytes sortir des vaisseaux. Les cellules pigmentaires, si nombreuses partout chez cette espèce, peuvent aussi se transformer en cellules interstitielles. J'ai observé la même transformation chez *Bufo*. Chez *Bombinator*, je n'ai jamais observé de tissu glandulaire dans le testicule, ni pendant l'époque du repos interspermatogénétique, ni pendant la spermatogénèse ; mais comme je n'ai pas observé chez cette espèce le stade d'excrétion des spermatozoïdes, je pense qu'il peut y avoir un tissu interstitiel éphémère comme chez *Rana temporaria*, et peut-être localisé comme chez les Urodèles dont cette espèce se rapproche à tant de points de vue.

Chez *Alytes*, je n'ai vu le tissu interstitiel que pendant l'été. Il ne m'a pas paru différer de celui des crapauds, il est cependant plus réduit.

RÉSUMÉ

Les cellules nourricières ou de Sertoli, proviennent chez les Batraciens de la transformation des cellules des cystes, folliculeuses de La Valette Saint-George). Ces éléments sont d'origine mésenchymateuse, ont une évolution analogue à celle des cellules mésenchymateuses, et n'ont avec les cellules sexuelles que des relations de voisinage.

Il existe dans le testicule de tous les Batraciens, un tissu glandulaire comparable au tissu interstitiel des Vertébrés supérieurs.

Chez les Urodèles, il se forme aux dépens de la paroi des cystes et des cellules conjonctives, lors de l'excrétion des spermatozoïdes. Il n'a qu'une existence éphémère.

Chez certains Anoures (*Rana temporaria*), il se forme entre les tubes séminifères au moment où ces tubes se vident de spermatozoïdes, et n'a aussi qu'une courte durée.

Chez d'autres (*Rana esculenta Bufo*), il existe toute l'année et régresse au moment de la grande poussée de spermatogénèse.

Les rapports de ce tissu avec la spermatogénèse d'une part, et d'autre part avec le développement des caractères sexuels secondaires permettent de lui attribuer les fonctions énoncées ci-dessus.

Appendice

Notes sur les voies excrétrices du testicule

Les voies excrétrices du testicule ont une structure assez semblable chez toutes les espèces, Anoures ou Urodèles. Nous avons vu qu'elles sont très probablement d'origine wolfienne. Au début, on ne trouve qu'un seul canal au centre de la glande génitale. Ce canal paraît se continuer directement avec le canal efférent.

Chez l'adulte, on peut distinguer anatomiquement entre les voies efférentes intratesticulaires et les canaux juxtatesticulaires ; mais il n'y a pas entre les deux sortes de canaux de différence structurale fondamentale. D'ailleurs, chez les Urodèles, les voies efférentes deviennent presque toutes extratesticulaires au moment de la spermatogénèse, parce qu'elles sont repoussées par les cystes nouveaux et vont, avec les cystes anciens qui dégénèrent constituer une plage presque indépendante du reste du testicule.

Chez les Urodèles, les voies extratesticulaires constituent une petite masse de canaux efférents repliés deux ou trois fois, une sorte d'épididyme très réduit. Chez les Anoures elles sont réduites à plusieurs canaux déférents généralement peu compliqués. Pour la description macroscopique ou demi-macroscopique de ces voies, je me contenterai de renvoyer aux travaux de Nussbaum.

Les voies excrétrices subissent un accroissement considérable qui débute souvent plusieurs mois avant le passage des spermatozoïdes, ceci chez les Urodèles aussi bien que chez les Anoures.

Nous avons dit déjà que chez les Urodèles, les canaux efférents n'avaient avec les cystes que des relations temporaires. Chez les Anoures, sauf peut-être chez le *Bombinator*, les relations des canaux efférents avec les ampoules séminifères sont à peu près permanentes. Elles peuvent cependant cesser ou devenir imparfaites au moment de la grande poussée spermatogénétique.

Les voies efférentes intratesticulaires sont tapissées d'un épithélium cubique. Pendant la période de développement minimum, les tubes effé-

rents ont une lumière presque effacée et les cellules ont une forme conique (fig. 340). Au moment où les canaux sont bien développés au contraire, la lumière est large et l'épithélium nettement cubique.

L'épithélium est constitué de cellules à cytoplasme d'aspect homogène ou strié verticalement. La plupart présentent, vers leur surface libre, deux corpuscules superficiels qui sont certainement des corpuscules centraux. Il n'est cependant pas rare de voir des corpuscules analogues au-dessous du noyau.

Lorsqu'on examine un objet favorable (Urodèles), avec une coloration suffisante, on peut s'assurer que le groupe de corpuscules centraux est surmonté d'un flagelle. Ce flagelle s'observe avec une constance telle qu'on a le droit de penser, étant donnée d'autre part sa fragilité, que lorsqu'il n'existe pas, c'est qu'il a été brisé. Il est possible qu'il n'en existe pas cependant dans les cas assez rares où on ne trouve pas de corpuscules centraux superficiels.

A ce flagelle fait suite dans le cytoplasme une longue racine qui passe à côté du noyau et atteint quelquefois le bord opposé de la cellule. Souvent, on observe deux racines passant de part et d'autre du noyau. La racine est souvent ainsi ramifiée même lorsque le fouet central est unique (fig. 341).

Lorsqu'il y a un seul flagelle, il est habituellement central ou paracentral. Il n'est pas rare que les cellules émettent une sorte de prolongement cytoplasmique plus ou moins long à l'extrémité duquel sont situés le fouet central et les corpuscules basaux.

Il n'est pas rare non plus de trouver sur une cellule, au lieu d'un fouet central, un bouquet de cils avec une ligne de corpuscules basaux (fig. 343) et un faisceau radiculaire important qui traverse la cellule d'une extrémité à l'autre. Ces bouquets de cils sont le plus souvent excentriques, on les rencontre sur le côté de la cellule, ce qui semble dû à ce que le faisceau radiculaire très important a rejeté le noyau sur le côté. On n'observe guère des cellules complètement recouvertes de cils dans l'intérieur du testicule. Sur la surface libre non ciliée, on voit souvent une fine ligne cuticulaire colorable par le vert lumière ou le rouge Congo. On observe entre les cellules des Kittleisten souvent fort nets. On trouve tous les intermédiaires entre la cellule à fouet central unique et les cellules à bouquets de cils.

Le cytoplasme a un aspect fibrillaire dû certainement en grande partie à des tonifibrilles et aussi à la présence de fibres radiculaires importantes. On distingue souvent autour du noyau une zone granuleuse, bien visible surtout au moment de l'excrétion des spermatozoïdes. La

méthode de Benda met en évidence, non sans difficulté, des mitochondries filamenteuses ou bactéroïdes orientées dans le sens des filaments radiculaires. On voit souvent aussi quelques mitochondries granuleuses plus grosses (des chondrioplastes) autour du noyau.

Le noyau est finement granuleux avec deux ou trois nucléoles. Il est toujours plus finement granuleux que celui des spermatogonies dans la même pièce, ce qui indique que si les granulations sont un précipité, elles correspondent cependant à quelque chose qui varie d'un noyau à l'autre. Ces noyaux sont piriformes ou irrégulièrement ovoïdes. Au moment où les spermatozoïdes passent dans les canaux efférents, l'épithélium s'aplatit et les noyaux prennent souvent un aspect très régulier avec des incisures dans divers sens.

Souvent aussi, on observe dans tous les noyaux une incisure à l'extrémité de laquelle se trouve le nucléole, cette incisure part du pôle libre des noyaux. J'ai pensé que cette incisure était en rapport avec une division scissipare des noyaux, mais il faut reconnaître que si on l'observe fréquemment au moment de la période de croissance des voies efférentes, on l'observe aussi à une époque où il n'y a ni croissance ni multiplication. J'admets cependant que la division scissipare est le mode normal de division de ces cellules, car je n'y ai jamais vu de mitoses et le nombre des éléments augmente manifestement à un moment du cycle sexuel. Il faut penser que cette division est préparée depuis longtemps et que la présence d'une fissure dans le noyau précède de beaucoup la séparation des deux lobes du noyau. Mais il faut remarquer aussi que le fouet central est presque toujours situé en face de la fente ou du canalicule nucléaire. On peut se demander si la racine ne se prolongerait pas dans certains cas, non pas à l'intérieur du noyau, mais en repoussant le noyau et en invaginant la membrane nucléaire.

Au-dessous de l'épithélium des canaux efférents, le tissu conjonctif constitue une condensation fibrillaire remarquablement dense, plus épaisse que n'est la paroi des tubes séminifères.

Les voies efférentes juxtatesticulaires sont intéressantes à étudier chez les Urodèles parce qu'on y trouve développées les structures qui ne sont le plus souvent qu'ébauchées dans l'intérieur du testicule. Elles sont constituées par des canaux un peu repliés sur eux-mêmes qui présentent un épithélium de plus en plus élevé à mesure qu'on s'éloigne du testicule.

La plus grande partie de ces canaux ne diffèrent pas de ceux du testicule : ils sont tapissés de cellules à fouet central ou de cellules pourvues

d'un petit bouquet latéral de cils. Souvent, les cils du bouquet sont agglutinés en une sorte de flagelle ou plutôt de pinceau, plus épais à sa base qu'à sa pointe et dont dépendent de nombreuses racines disposées en faisceau.

Dans les canaux un peu plus gros, ces cellules présentent le plus souvent un bouquet de cils très longs à la base duquel on trouve un corps basal compact, épais, colorable par le vert lumière ou le rouge Congo et qui se termine par un pinceau de racines. Je pense que les images où ce corps semble compact et bien limité sont dues à des sections obliques d'images telles que celle de la fig. 349. Lorsque ces corps basaux correspondent à un petit bouquet ciliaire, il est difficile d'y distinguer des corpuscules basaux séparés qu'on distingue assez facilement, au contraire, lorsque les cils sont plus nombreux et occupent une plus grande surface. Souvent, dans les canaux de gros calibre, les cellules sont ciliées sur toute leur surface, ou plutôt sur presque toute leur surface (fig. 349). La plupart des cellules sont ciliées presque toute l'année. Parmi les cellules ciliées, on rencontre çà et là quelques cellules dont l'endoplasme granuleux est particulièrement abondant, mais elles sont en outre pourvues soit d'un fouet central, soit d'un bouquet de cils.

Au moment du passage des spermatozoïdes, la plupart des cellules des tubes de gros calibre subissent la transformation glandulaire et se mettent à sécréter du mucus. Le mucus apparaît d'abord dans l'endoplasme granuleux sous forme de grains de mucigène, puis de boules de mucus clair; ces boules envahissent peu à peu toute la cellule, en même temps que celle-ci se sépare de la basale et vient faire saillie à l'extérieur. Ce mucus repousse la cuticule et la bordure de cils qui font saillie extérieurement (fig. 353).

La cuticule ne se colore d'ailleurs pas constamment comme le mucus. Par la coloration de Prenant, ou la modification Congo-Magdala, la coloration est bien identique, mais par la méthode au fer-brésiline-vert lumière, la cuticule se colore en rouge tandis que le mucus se colore en vert. Lorsque le mucus commence à se déposer au-dessous de la cuticule, on voit apparaître au-dessus de cette cuticule une bordure en brosse constituée de poils gros et épais juxtaposés sans intervalle; (fig. 354) cette bordure semble constituée par une sorte de transsudation de mucus à travers la cuticule, elle se colore constamment comme le mucus.

A un stade plus avancé, on voit le mucus sourdre en masse hors de la cellule et la cuticule disparaît. Les cils ne disparaissent pas, ils persistent pour la plupart au milieu du mucus excrété. Le fouet central persiste

constamment. Les racines deviennent souvent indistinctes parce qu'elles sont repoussées dans divers sens par les boules de mucus, mais on peut s'assurer qu'elles persistent cependant (fig. 354).

Ces modifications de l'épithélium s'observent surtout dans les canaux de gros calibre extratesticulaires, mais on observe au même moment une transformation moins marquée dans les canaux intratesticulaires de petit calibre. L'endoplasme granuleux devient prépondérant et il se produit çà et là quelques grains de mucus.

Cette transformation muqueuse ne s'observe guère que dans les canaux remplis de spermatozoïdes. La modification paraît se produire rapidement et semble être commandée directement par la présence des spermatozoïdes et la dilatation du canal. Après la période d'excrétion des spermatozoïdes, on observe une régression marquée dans les voies efférentes : de nombreuses cellules disparaissent par pycnose, et au moment de la poussée spermatogénétique, les voies efférentes sont considérablement réduites.

Il faut noter aussi qu'on observe, dans des circonstances que je n'ai pu déterminer, la phagocytose des spermatozoïdes par les cellules qui tapissent les voies efférentes ainsi que cela a été décrit par Regaud et Tournade (1911), chez les Mammifères.

En somme, la structure des voies efférentes est assez homogène et cette structure se rattache de très près à celle bien connue de diverses portions des tubes wolfiens. Cette structure plaide pour l'origine wolfienne des voies efférentes.

Les faits que je viens de signaler sont en parfaite harmonie d'une part, avec les observations de Prenant (1907) sur l'épithélium de l'œsophage des Batraciens et des voies respiratoires des Vertébrés : il y a dans ces épithéliums transformation des cellules ciliées en cellules à mucus; (Prenant admet que la transformation inverse est aussi possible) d'autre part avec les faits mis en évidence par Bouin et Limon (1900) et Moreau (1908) dans la trompe Faloppe des Mammifères : transformation muqueuse des cellules au moment du passage de l'œuf. Il faut surtout signaler le parallélisme de ce qui se passe dans les voies génitales des Batraciens avec les phénomènes successifs de ciliation et de sécrétion observés par Henry dans l'épididyme des Mammifères et des Reptiles.

Il est facile chez les Batraciens comme chez les Sauriens d'obtenir une sériation sûre des phénomènes et de confirmer en toute sécurité les observations précédentes. Il faut remarquer aussi qu'on y observe (comme

dans d'autres objets connus d'ailleurs), tous les intermédiaires entre la cellule à fouet central et les cellules ciliées véritables.

Résumé général

Je crois utile de rappeler ici brièvement les faits nouveaux les plus importants que j'ai pu mettre en évidence, et d'autre part les déductions théoriques que j'en ai tirées.

1° Les tubes séminifères des Anoures ne sont pas des formations parfaitement stables. Ils se forment assez tard dans le développement (fig. IX), leurs limites deviennent incertaines à certaines époques de l'année (fig. 5, 7, 12).

Les cellules folliculeuses ne sont distinctes des cellules interstitielles que très tard dans le développement, et pas d'une manière constante chez l'adulte (fig. 12, 352).

2° Il existe chez les Batraciens une *préspermatogénèse* avant l'époque de maturité sexuelle (fig. 4, 6, 11).

On observe aussi des poussées préspermatogénétiques annuelles entre les époques de spermatogénèse vraie (fig. 358 à 364).

3° Les cellules appelées spermatogonies primitives sont des cellules *sexuellement indifférentes*. Leur transformation fréquente en éléments oviformes (fig. 79 à 96, fig. XLII, XLIV, XLV), témoigne de cette indifférence. Leur dégénérescence rappelle le plus souvent une évolution oviforme avortée (fig. 97).

Ces cellules sont le siège de phénomènes d'élaboration relativement actifs, surtout pendant la période interspermatogénétique, ou plutôt il y a préparation d'une élaboration active qui ne se poursuit pas.

4° Les spermatogonies de IIe ordre sont très différentes des gonies primitives (fig. LXI, LXIII). Ce sont des cellules définitivement différenciées dans le sens masculin ; ce sont des *préspermatocytes*.

5° J'ai vérifié les faits connus de l'évolution des spermatocytes (pl. VI, VII, IX, X). L'image de synapsis m'a paru toujours artificielle. Les faits les plus particuliers de l'évolution des spermatocytes sont : le remaniement de la chromatine après la dernière télophase spermatogoniale, la longueur de la première prophase, la brièveté de la deuxième, la similitude des deux mitoses de maturation.

J'ai vérifié l'exactitude de la sériation des stades établie par JANNSENS,

mais je pense qu'aux premiers de ces stades, les *images chromatiques présentent une telle incertitude* qu'on est mal fondé à baser sur elles des théories importantes.

6° On observe dans les spermatides, au début de leur formation, une division du centre cellulaire (fig. 295, 298, 311, 315, 224, 275, 276, 277). Cette division donne lieu à deux groupes de centrioles au moins : l'un, gardant presque toute la substance du centrosome, forme l'acrosome ou au moins une partie de l'acrosome (fig. 225 à 232 ; 302, 303 ; 313 à 325 ; 327 à 329). L'autre constitue le flagelle par le processus connu.

7° Il existe dans les spermatides un organe particulier (fig. 321, 322, 285, 286, 165 à 172) que j'ai appelé le *spirostyle* ou bâtonnet axial. C'est un bâtonnet qui se forme dans l'axe du noyau. Son développement que j'ai pu suivre chez *Alytes* (fig. 325 à 341), débute par le pôle antérieur du noyau. Il paraît être souvent en relation, dès sa formation, avec le groupe antérieur de corpuscules centraux (fig. 232, 233, 235). Il se met en tout cas secondairement en relation avec l'acrosome et se *continue avec lui* (fig. 243, 327 à 329, 166, 168). Ce bâtonnet axial se tord en spirale (fig. 238, 304, 321), d'où le nom de spirostyle, entraînant dans sa torsion le noyau et même le cytoplasme (fig. 322, 323, 324, 241, 242, 245). Cette torsion varie d'importance suivant les espèces (fig. 306 et 325, 242 et 286), elle détermine dans certains cas une forme spiroïde fort nette de la tête du spermatozoïde (fig. 325).

Le spirostyle ne reste qu'exceptionnellement ou imparfaitement visible dans le spermatozoïde adulte (fig. 325, 245, 287). Il est *rudimentaire* chez plusieurs espèces.

L'acrosome participe à la torsion du spirostyle (fig. 325, 329), il se continue d'ailleurs directement avec lui et paraît en constituer la portion extranucléaire (fig. 243, 245).

8° Il existe chez les Urodèles un tissu glandulaire endocrine dans le testicule (fig. 358 à 364, fig. 2, 3).

Ce tissu se forme autour des cystes vidés de spermatozoïdes. Il n'a qu'une existence temporaire, et rappelle le corps jaune de l'ovaire des Mammifères. Je me suis servi de ce tissu très favorable pour étudier le mécanisme de la sécrétion endocrine (fig. 359 à 364), page 267.

9° Le tissu interstitiel du testicule des Anoures varie suivant les espèces (voir pages 45 et 258) (fig. 6, 8, 11, 13).

Il régresse constamment au moment de la principale poussée spermatogénétique (fig. 7, 12, voir aussi les graphiques I à VII).

J'insisterai aussi sur quelques faits cytologiques qui ont un intérêt général, et me paraissent importants.

1° L'étude des mitochondries dans la spermatogénèse confirme mon interprétation de leur rôle : Elles jouent un rôle dans la production d'enclaves (fig. 359, à 364). *Le chondrioconte est un aspect de repos relatif du chondriome* (fig. 359, spermatocytes divers pl. VIII); la disposition en grains isolés indique une transformation active en deutoplasme (fig. 360, spermatogonies primitives pl. IV, VIII).

La transformation des mitochondries en deutoplasme, notamment en corps gras, est précédée de la formation de plastes spéciaux : chondrioplastes (fig. 360, 361, 358) qu'il faut se garder de confondre avec les mitochondries, et qui en diffèrent parce que leur évolution n'est plus réversible.

2° Le centrosome peut se diviser en dehors de la prophase de la mitose (fig. 94, 88, spermatides au début, citées plus haut). Il n'est pas rare d'observer une telle division dans les cellules où il y a une élaboration deutoplasmique active : cellules oviformes (fig. 94, 88), cellules glandulaires interstitielles (fig. 89). Dans les mêmes éléments le centrosome occupe souvent aussi une situation excentrique ; il vient se placer vers le point du cytoplasme ou l'élaboration est la plus active (fig. 89, 93).

3° Les corps pyrénoïdes (chromatoïdes de Hermann) sont d'origine nucléaire. *Ils sortent du noyau* par une sorte d'amitose inégale ou de bourgeonnement. Ce phénomène se relie (par l'intermédiaire d'amitoses moins inégales, l'un des noyaux dégénérant) au phénomène de dualisme nucléaire dans certaines cellules glandulaires ; il s'observe dans les cellules où l'élaboration est active.

Les corps pyrénoïdes ont dans le cytoplasme un sort variable suivant les circonstances : *ils peuvent donner lieu à des filaments pointus* (fig. 80, 81, 84, 88, 89), ils peuvent se conduire comme des plastes, ils peuvent enfin se diviser à la mitose et persister jusqu'aux spermatides en se divisant, mais sans se transformer.

Sur diverses questions théoriques, j'ai adopté les conclusions que voici : 1° Il y a bien chez les Batraciens des formations qu'on pourrait décrire comme chromosomes spéciaux ou accessoires (fig. 210, 212, 149, 150), mais ces formations n'ont rien à faire avec le déterminisme du sexe, car, chez les Batraciens, le sexe des gonies n'est pas déterminé irrévocable-

ment chez le mâle. On retrouve d'ailleurs des productions analogues chez les animaux hermaphrodites (fig. xx).

2° Je ne puis admettre l'individualité des chromosomes.

3° Je pense avec HENNEGUY que la manière dont se fait la réduction du nombre des chromosomes a bien moins d'importance qu'on ne lui en attribue souvent. Je me contente du fait de cette réduction au risque d'encourir le reproche « d'éluder la question et de ne pas la résoudre » (1). Elle ne me paraît pas soluble par les méthodes cytologiques. J'en dirai autant de la question de la réduction qualitative.

4° La quantité de chromatine des cellules sexuelles ne paraît avoir aucune importance (fig. xx). Le rapport nucléo-cytoplasmique et en général le rapport des divers organes de la cellule, paraît au contraire très important.

5° On ne saurait déterminer jusqu'à présent ce qui, dans une cellule sexuelle, représente le « support des caractères héréditaires », mais l'idée que ce rôle est dévolu aux mitochondries est peu soutenable. Il est toutefois exagéré de l'attribuer exclusivement au noyau.

Le développement temporaire et successif de la spermatogénèse et du tissu interstitiel permet quelques hypothèses d'ordre physiologique :

1° Le développement de l'évolution spermatogène des cellules mères paraît répondre à des excitations venues de l'extérieur, parmi lesquelles il faut compter sans doute l'action d'une hormone versée dans le sang par le tissu glandulaire du testicule.

2° Ce tissu a probablement aussi une action sur les caractères sexuels secondaires et un rôle de relais pour les substances nutritives qui vont du sang aux spermatozoïdes par l'intermédiaire des cellules de SERTOLI.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1911. AGAR. The spermatogenesis of Lepidosiren paradoxa. (*Quart. journ. microsc-science.* T. LVII, p. 1-14.)

1910. AGAZOTTI. Ricerche ultramicroscopiche sui globuli rossi di *Spelerpes fuscus.* (*Zeitschr. für allgem. Physiolog.* T. XI, p. 248.)

1907. ALLEN. An important period of the history of the sex-cells of Rana pipiens (*Anat. Anzeiger* T. XXXI, p. 339.)

(1) C'est le reproche que WINIWARTER adresse à MEVES, FICK, etc...

1902. Ancel. La réduction numérique des chromosomes dans la spermatogénèse d'Helix pomatia. (*Bibliographie anatomique.* T. 3, p. 145.)

1903. — La glande hermaphrodite de l'escargot, Thèse.

1898. Ancel et Bouin (L.). A propos de la cellule de Sertoli; phénomènes de division amitosique par clivage et nucléodiérèse dans certaines conditions pathologiques. (*Bibliographie anatomique.*)

1904. — Recherches sur la signification physiologique de la glande interstitielle du testicule des mammifères.
I. Rôle de la glande interstitielle chez les individus adultes.
II. Rôle de la glande interstitielle chez l'embryon les sujets jeunes et âgés. (*Journal de physiologie et de pathologie générales, novembre.*)

1908. — La glande interstitielle du testicule chez le cheval. (*Archiv. de Zoolog. expér. et génér.*)

1911. Sur l'existence d'une double spermatogénèse chez Scutigera coleoptrata. Comptes rendus de la Société de biologie, Paris, T. LXV, p. 87.
Spermatogénèse et hétérochromosome chez Scutigera coleoptrata. (*Comptes rendus de l'association des anatomistes*, Paris.)

1894 Altmann. Die Elementarorganismen und ihre Beziehung zu den Zellen. Leipzig.

1895. — Die Fettumsetzungen im Organismus. (*Archiv. für Anat. und Phys. Anat-Abteilung.*)

1857. Ankermann. Einiges über die Bewegung und Entwickelung der Samenfäden des Frosches. (*Zeitschrift für wissensch. Zoologie.* T. LXXVIII.)

1908 *a.* Arnold (G.). The nucleolus and microchromosomes in the spermatogenesis of Hydrophilus piceus. (*Archiv. für Zellforschung.* T. II, p. 181.)

1908 *b.* — The prophase in the ovigenesis and the spermatogenesis of *Planaria lactea.* (*Archiv. für Zellforschung.* T. III, p. 431.)

1878. Balfour. On the structure and development of the vertebrate ovary. (*Quart. journ. of microsc. science.* T. XVIII.)

1890. Ballowitz. Untersuchungen über die Struktur der Spermatozoen. (*Archiv. für mikroskopische Anatomie* XXXII et T. XXXVI.)

1905 *a.* — Die Spermien des Batrachiers Pelodytes punctatus (Bonap.) (*Anatomischer Anzeiger* T. XXVII, p. 542.)

1905 *b.* — Uber die Spermien des Flussneunauges und ihre merkwurdige Kofpburste. (*Archiv. für mikrosk. Anat.* T. LXV, p. 96.)

1906. — Uber das regelmassige Vorkommen heteromorpher Spermien im reifen Sperma des Grasfrosches (rana muta). (*Zoolog. Anzeiger.* T. XXX, p. 730.)

1897. Bardeleben (K. von.). Die Zwischenzellen des Saugetierhodens. (*Anat. Anzeiger*, T. XIII.)

1898. — Weitere Beiträge zur Spermiogenese beim Menschen. (*Jenasche Zeitschrift für Naturwiss.* T. XXXI.)

1897. Barnabo. Nuove ricerche esperimentali sulle cellule interstiziali del testicolo. (*Boll. societ. Italiana.* T. XII, p. 40.)

1893. Bataillon. Recherches anatomiques et expérimentales sur la métamorphose des Amphibiens anoures. (*Annales de l'Université de Lyon*, T. II.)

1904. Baumgartner. Some new evidences for the individuality of the chromosomes. (*Biologic. Bull.* T. VIII.)

1895. Beissner. Die Zwischensubstanz des Hodens. (*Archiv. für mikrosk. Anat.* T. LI, p. 98.)

1899. Die samenableitenden Wege bei Rana fusca und R. esculenta. (*Archiv. für mikrosk. Anatom.* T. LIII, 1899.)

1886. Bellonci. Sulle nuclei polimorfi delle cellule sessuale degli Anfibi. (*Rendic. della accad. delle scienc. di Bologna.* T. VII, série 1886.)

1887. Benda. Zur Spermatogenese und Hodenstruktur der Wirbeltiere. (*Verhandlung der anatomis. Geselschaft.*)

1893. — Zellstrukturen und Zellteilungen des Salamanderhoden. (*Verhandl. d. Anatomisch. geselschaft.*)

1898. — Uber die Spermatogenese der Vertebraten und hoherer Evertebraten. (*Verhandl. d. physiol. Geselschaft. Berlin.*)

1898. — Uber die Entstehung der Spiralfaser der Verbindungstückes der Saugethierspermien. (*Verhandl. d. anat. Geselschaft.*)

1899. — Weitere Mittheilungen über die Mitochondria und ihre Verhältnisse zur Sekretgranulationen. (*Verhandl. d. physiol. Geselschaft.*)

1904. Berghs. La formation des chromosomes dans la sporogénèse végétale. (*La cellule.* T. XXI.)

1880. Bertacchini. Sui fenomeni di divisione diretta delle cellule seminali della Rana temporaria. (*Rendic. Acc. Scienc. Modena.*)

1889. — La spermatogenesi nella Rana temporaria. (*Internat. Monatschrift.* T. VIII.)

1896. — La spermatogenesi nel gruppo degli Anfibi anuri. (*Internationat. Monatschrift für Anat. und Physiol.*)

1896 *b*. Ricerche biologiche sulla spermatogenesi nel gruppo degli Anfibi anuri. (*Ebenda.* T. XIII.)

1846. Bidder. Mannliche Geschlechts und Harnverkzeuge der nackten Amphibien.

1905. Blackman. The spermatogenesis of the Myriapodes; III the spermat. of Scolopendra heros. (*Bull. mus. comp. zool. Harward college.* T. XLVIII.)

1911. Bolles-Lee. (A.). La réduction numérique et la conjugaison des chromosomes chez l'Escargot. (*La cellule.* T. XXVII.)

1905. Bonnevie (K.). Das Verhalten des Chromatins in den Keimzellen von Enteroxenos Ostergreni. (*Anat. anzeiger.* T. XXVI.)

1906 — Untersuchungen an dem Keimzellen. Beobachtungen an den Keimzellen von Enteroxenos. (*Jenasche Zeitschrift.* T. XLI.)

1908. — Chromosomenstudien. (*Arch. f. Zelforschung.* T. I.)

1893. Born. Die Struktur der Keimblaschens im Ovarialei von Triton taeniatus. (*Archiv. für mikroskopische Anatom.* T. XLIII.)

1887. Bornhaupt. Untersuchungen über die Entwickelung der Urogenitalsystems. Riga.

1900. Bouin (M.). Histogénèse de la glande génitale femelle chez Rana temporaria. (*Archives de Biologie.* T. XVII, p. 201.)

1900. Bouin. (P.). Mitoses spermatogénétiques dans le testicule de Lithobius forfi-

catus. Etude sur les variations de la caryocinèse. (*Congrès internat. de médecine.*)

1905. — Recherches sur la figure achromatique de la cytodiérèse. Sur la télophase des gros blastomères de Truite. (*Archives de Zoologie expér. et génér.* T. III, *Notes et revues.*)

1900. Bouin et Limon. Fonction sécrétoire de l'épithélium tubaire chez le cobaye. (*Comptes rendus de la Société de biol., Paris.*)

1901. Boveri. Zellstudien. Jena.

1901. — Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkernes. Jena.

1892. — Uber die Bildungstätte des Geschlechtdrüsen und der Genitalkämmern des Amphioxus. (*Anat. Anzeiger.* T. VII.)

1904. — Bemerkungen über den Bau den Nierenkanalchen des Amphioxus. (*Anat anzeiger.* T. XXV.)

1892. — Befruchtung. (*Ergebnisse der Anat. Und Entwicklungsgeschichte.*)

1893. Brauer. Zur Kenntniss der Spermatogenese von Ascaris megalocephala. (*Archiv. für mikroskopische Anat.* T. XLII.)

1907 *a.* Branca. La spermatogénèse chez l'Axolotl. (*Archives de Zool. exp. et générale. Notes et revue.*)

1907 *b.* — Le testicule de l'Axolotl en captivité. (*Comptes rendus de la Société de Biologie.*)

1911. Branca et Lelièvre. Les cellules conjonctives du corps jaune chez la femme. (*Comptes rendus de l'Assoc. des Anat., Paris.*)

1876. Braun. Uber die specifischen Chromosomenzahlen in den Gattung Cyclops (*Zool. Anz.* T. XXXII, p. 407.)

1910. Bresca (G.). Experimentelle Untersuchungen uler die sekundaren Sexualcharaktere der Tritonen. (*Archiv. für Entwicklungsmechanik.* T. XXIX.)

1887. Broeck. Untersunchungen über die Geschlechtorgane einiger Muraenoider. (*Mittheilungen Zoolog. stat. Naples.* T. VII.)

1900 *a.* Broman. Uber Bau und Entwicklung der Spermien des Bombinator igneus. (*Anatom. Anzeiger.* T. XVII, p. 129.)

1900 *b.* — Zur Histogenese der Riesenspermien des Bombinator igneus Ibid.

1901 *c.* — Biddag till Känedomen am Batrachierspermiernas. (*Bygnad Lund.*)

1901. — Notiz über das Halstück der Spermien von Pelobates fuscus. (*Anat. Anzeig.* T. XX.)

1902. — Uber gesetzmässige Bewegungs und Wachtums Erscheinungen (Taxis und Tropismenformen) ihren Centralkörper Idiozomen und Kerne. (*Archiv. für Anat.*)

1902. — Uber Bau und Entwickelung von physiologisch vorkommenden atypischen Spermien. (*Anatomische Hefte.* T. XVIII, p. 309.)

1907. — Uber Bau und Entwickelung der Spermien von Rana fusca. (*Archiv. für Mikr. Anat.* T. LXX, p. 330.)

1884. Brunn (A. von.) Beiträge zur Kenntniss der Samenkörper und ihrer Entwickelungs bei Saugethieren und Vögeln. (*Arch. für mikr. Anat.* T. XXIII.)

1909. Buchner (P.). Das accessorische Chromosom in Spermatogenese und Ovogenese der Orthopteren. (*Arch. für Zellforschung.* T. III, p. 335.)

1903. Bugnon. La signification des faisceaux spermatiques. (*Bibliographie anatomique.* T. LX, p. 1.)

1904. — La spermatogénèse chez Lumbricus agricola. (*Congrès international de Zoologie de Berne.*)

1907. Bugnon et Popoff. Valeur numérique des faisceaux spermatiques. (*Comptes rendus de l'Association des Anatomistes de Lille.*)

1895. Buhler Spermatogenese bei Bufo vulgaris. (*Verhandlung der Anat. Geselschaft.*)

18 . Butschli. Vorlaufige Mittheilung über Bau und Entwickelung der Samenfaden bei Insekten und Crustaceen. (*Zeitsch. für Wiss. Zool.* T. XXI.)

1895. Calkins. The spermatogenesis of Lumbricus. (*Journ. of Morphology.* T. XI.)

1897. Carnoy et Lebrun. La vésicule germinative et les globules polaires chez les Batraciens. (*La Cellule.* T. XII et T. XIV, 1898 ; T. XV, 1899.)

1905 *a*. Cerutti. Sulle risoluzioni nucleolari nella vesicola germinativa degli oocyti di alcuni vertebrati. (*Anat. Anzeig.* T. XXVI, p. 613.)

1905 *b*. — Espermatogenesis en los Bufonidos. (*Act. y trabajos ac. scien. Buenos-Ayres*, p. 63.)

1908 *a*. Champy (Ch.). Sur la dégénérescence des spermatogonies chez la Grenouille verte. (*Comptes rend. Assoc. Anat. Marseille.*)

1908 *b*. — Sur les cellules interstitielles du testicule des Batraciens. (*Comp. rend. de la Soc. de Biol.* T. LXIV.)

1909 *a*. — A propos des mitochondries des cellules glandulaires et des cellules rénales. (*Compt. rend. Société de Biol.* T. LXVI.)

1909 *b*. — Mitochondries et corps chromatoïdes des spermatogonies des Batraciens Anoures. (*Compt. rend. Soc. Biol.* T. LVI.)

1909 *c*. — Sur la spermatogénèse des Batraciens Anoures. (*Compt. rend. Ass. Anat. Nancy.*)

1911. — Recherches sur l'absorption intestinale et le rôle des mitochondries dan l'absorption et la sécrétion. (*Arch. Anat. Microsc-.* T. XIII, p. 55.)

1898. Ciaccio. Parrallelo tra gli spermatozoïdi del Triton e quelli della Rana esculenta. (*C. R. Acc. Scien. Bologna.*)

1898. Coert (H. J.). Over de Ontvikkeling en den Bauw van de Geschlachtsklier bij de Zoogdieren meer in het bijzonder van Eierstok. (*Diss. inaug. Leiden.*)

1910. Cognetti de Martiis. Sulla fonzione fagocytaria delle Basalzellen nella ghiandola ermafroditica di Helix pomatia. (*Bull. Mus. Zool. Anat. Comp. reg. Univers. Torino.* T. XXV, p. 617.)

1896. Cole. On a case of hermaphroditism in Rana temporaria. (*Anat. Anz.*).

1833. Czermak (J. J.). Beiträge zur lehre von den Spermatozoen. Wien.

1908. Davis (H. S.). Spermatogenesis in Acrididæ and Locustidæ. (*Bull. Mus. comp. Zool. Harward Collège.* T. LIII, p. 59.)

1911. Debenedetti (T.). La divisione cellulare interpretata mediante la premessa di Spencer ed i fenomeni osmotici. Asti.

1811. Dehorne. Recherches sur la division de la cellule, le duplicisme constant du

chromosome somatique chez Salamandra maculosa et Allium cepa. (*Arch. für Zellforschung.* T. VI.)

1909. Della Valle. L'organizzazione della cromatina studiata mediante il numero dei cromosomi. (*Archiv. zoolog. italian.* T. IV, p. 1.)

1912. — La morfologia della cromatina dal punto di vista fisico. (*Archivio zoolog. italian.* T. VI, p. 38.)

1909. Deton. L'étape synaptique chez Thysanozoon Brochi. (*La Cellule.* T. XXV.)

1909. Dengler. Uber die Spermatogenese des Dicrocœlium lanceolatum. (*Inaug. Diss. Wurtzburg* 1909 et *Archiv. für Zellforschung* 1910.)

1907. Doncaster. Spermatogenesis of the honey bee. (*Anat. Anz.* T. XXXI.)

1895. Drüner. Studien über Mechanismus der Zellteilung. (*Jenasche Zeitschr.*)

1894. — Beiträge zur Kenntniss der Kern und Zelldegeneration. (*Jenasche Zeitsch.*)

1908. Duesberg. Les divisions des spermatocytes chez le Rat. (*Arch. für Zellforschung.* T. I.)

1910. — Sur la continuité des éléments mitochondriaux des cellules sexuelles et des chondriosomes des cellules embryonnaires. (*Anat. Anz.* T. XXXV.)

1907. Dustin. Recherches sur l'origine des gonocytes chez les Amphibiens. (*Arch. de Biologie.* T. XXIII.)

1910. — L'origine des gonocytes chez les Reptiles. *Arch. Biologie.*)

1911. — A propos de l'origine des sex. cells. Réponse à M. B. Allen. (*Anat. Anz.* T. IL.)

1880. Duval (M.). Recherches sur la spermatogénèse de la Grenouille. (*Revue des sciences naturelles.*)

1901. Ecker-Gaupp. Anatomie des Frosches. (*Jena.*)

1874. Eimer. Uber den Bau und die Bewegung der Samenfaden. (*Zool. Untersuch.* T.I.)

1889 et **1900.** Eismond. Sur l'état plurinucléaire des cellules en général et des cellules œufs en particulier. (*Bibliographie anat.* T. VI, p. 306.)

1888. Etzold. Die Entwicklung der Testikel von Fringilla domestica von dem Winterruhe bis zum Eintritt der Brunst. (*Zeitsch. für Wissen. Zool.* T. ILVII.)

1904. Farmer et Moore. New investigations into the reduction phenomena of animals and plants. (*Proced. of the Royal Society London.* T. LXXII.)

1910 *a.* Fauré-Fremiet. Étude sur les mitochondries des Protozoaires et des cellules sexuelles. (*Archives d'Anatomie microscopique.* T. XII.)

1910 *b.* — La continuité des mitochondries à travers les générations cellulaires et le rôle de ces éléments. (*Anat. Anz.* T. XXXVI.)

1910 *c.* — La structure physico chimique du macronucleus des infusoires ciliés. (*Bull. de la soc. zool. franc.* T. XXXIV, p. 55.)

1912. — Variation du nombre des chromosomes dans l'œuf d'Ascaris. *Comp. rendus de la Société zoologique de France*, p. 285.)

1908. Fick. Zur Konjugation der Chromosomen. (*Arch. für Zellforschung.* T. I.)

1905. — Betrachtungen über die Chromosomen ihre Individualität Reduction und Vererbung. (*Arch. für Anat. und Phys. Anat. abteil.*)

1900. Fischer. Fixierung Farbung und Bau des Protoplasma. (*Jéna.*)

1888. Flemming. Die Spermatogenese bei Salamandra maculosa. (*Arch. für Mikr. Anat.*)

1885 et **1887**. — Weitere Beobachtungen über die Entwicklung der Spermatosomen bei Salamandra maculosa. Amitotische Kernteilungen. (*Arch. für Mikr. Anat.*)

1893-1895-1898. — Morphologie der Zelle. (*Ergebnisse der Anatomie und Entwickl.*)

1887-1891. — Neue Beiträge zur Kenntnis der Zelle. (*Arch. für Mik. Anat.*)

1907. Foot and Strobel. A study of chromosomes in the spermatogenesis of Anasa tristis. (*American Journ. of Anat.* T. VII.)

1897. Frankl. Die Ausfuhrwege der Harnsamenniere des Frosches. (*Zeitschr. für Wissens. Zoologie.* T. LXIII.)

1896 *a*. Friedmann. Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Mannliche Geschlechtsorgane. (*Archiv. für Mikros. Anat.* T. LII.)

1896 *b*. — Uber rudimentäre Eier in dem Hoden bei Rana viridis. (*Ibid.*)

1911. Gaidukow (N.). Ueber Untersuchungen mit Hilfe des Ultramikroskopes nach Siedentopf. (*Berich. d. Botan. Geselsch.* T. XXIV, p. 94.)

1902. Ganfini. Struttura e sviluppo delle cellule interstiziale del testicolo. (*Archivio italiano di anatomia e embryol.* T. I.)

1912. Gallardo (A.). Sur l'interprétation électrocolloïdale de la division caryocinétique. (*Archiv. für Entwicklungsmechanik.* T. XXXV.)

1911. Guieysse-Pélissier. Caryoanabiose et greffe nucléaire. (*Archiv. d'Anat. microsc.* T. XIII, p. 1.)

1899. Garnier. Contribution à l'étude et au fonctionnement des cellules glandulaires. (*Journal de l'Anatomie et de la Physiologie.*)

1912. Geigel (R.). Zur Mechanik der Zelltheilung und der Befruchtung. (*Archiv. für mikr. Anat.* T. LXXX.)

1896. Gemmil. Zur Eibildung bei den Anuren Amphibien. (*Archiv. für Anat. und Entwick.*)

1905. Gerharz (H.). Rudimentärer Hermaphroditismus bei Rana esculenta. (*Arch. für Mik. Anat.* T. LXV.)

1905 *b*. — Anatomie und Physiologie der Samenableitendewege der Batrachier. ibid.

1906. — Geschlechtorgane und Hunger. (*Biochemische Zeitschrift.* T. II.)

1904. Golschmidt. Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebzellen. (*Zoologische Jarbuch.* T. XXI.)

1908. — Ist eine parrallele Chromosomenkonjugation beweisen? (*Arch. für Zellforschung.* T. I.).

1908. Golgi. Une méthode pour la prompte et facile démonstration de l'appareil réticulaire interne des cellules nerveuses. (*Arch. ital. de biologie.* T. IL.)

1912. Goodrich. (E. S.). A case of Hermaphroditism of Amphioxus. (*Anat. Anz.* T. LII, p. 318.)

1869 et **1873**. Götte. Die Entwickelungsgeschichte der Unke. (*Arch. für Mikr. Anat.* T. V et T. IX.)

— Abhandlungen zur Entwickelungsgeschichte der Thiere. Entwicklung des Flussneunauges. (*Cité d'après M. Bouin.*)

1905. Grégoire. Les résultats acquis dans les cinèses de maturation dans les deux règnes. (*La Cellule.* T. XXII.)

1912. — Les phénomènes de la métaphase et de l'anaphase dans la caryosinèse somatique. (*Ann. Soc. scien. Bruxelles.*)

1901. Gross. Die Spermatogenese von Pyrrhocoris apterus. (*Zool. Jahrbuch.* T. XXIII.

1903. — Die Spermatogenese von Syromastes marginatus. (*Zool. Jahrbuch.*)

1885. Gruenhagen. Uber die Spermatogenese bei Rana fusca. (*Centralblatt für medi-Zinische Wissenschaften.*)

1910. Gurwitsch (A.). Untersuchungen über den zeitlichen Faktor der Zelltheilung. (*Arch. für Entwicklungsmechanik.* T. XXXII.)

1909. Gutherz (S.). Weiteres zur Geschichte des Heterochromosomes von Gryllus domesticus. (*Sitzungber Geselschaft naturfor. Freunde, Berlin.*)

1907. — Zur Kenntnis der Heterochromosomen. (*Archiv. für Mikr. Anat.* T. LXIX.)

1909 *a*. Guyer. The spermatogenesis of the domestic guinea. (*Anatom. Anzeig.* T. XXXIV.)

1909 *b*. — The spermatogenesis of the domestic chicken. (*Ibid.*)

1910. — Accessory chromosom in man. (*Biol. Bull.* T. XIX.)

1907. Häcker. Die chromosomen als angenommene Vererbungsträger. (*Ergebnisse Fortsch. Zool.* T. I.).

189 . Hansemann (von.). Kurze Bemerkung über die Leydigsche Zwischensubstanz des Hodens. (*Archiv. für Entwickelungsmechanik.* T. XXXIV.)

1884. Hatschek (B.). Mittheilungen über Amphioxus. (*Zool. Anzeiger.* T. VIII.)

1900. Heidenhain (M.). Uber die Centralkaspseln und Pseudochromosomen in den Samenzellen von Proteus. (*Anatom. Anzeig.* T. XVIII.)

1907. — Plasma und Zelle. (*In Handbuch der Anatomie des Menschen von Bardeleben Jéna.*)

1907. — Einiges über die Chromosomen. (*Verhand. Anat. Geselsch.* T. XXI.)

1896. Henking. Untersuchungen über die Erstentwicklungsvorgange in den Eier der Insekten. (*Zeitschr. für Wissench. Zoolog.* T. LI.)

1888. Henneguy. Recherches sur le développement des poissons osseux. (*Journal de l'anatomie et de la physiologie.* T. XXIV.)

1891. — Sur la division cellulaire indirecte. (*Journal de l'anatomie et de la physiologie.*)

1893. — Le corps vitellin de Balbiani dans l'œuf des Vertébrés. (*Journal de l'anatomie et de la physiologie.* T. XXIX.)

1899. Henry. Etude histologique de la fonction sécrétoire de l'épididyme chez les vertébrés supérieurs. (*Thèse Nancy et Archives d'anatomie microscopique.*)

1889 et 1891. Hermann (F.). Beiträge zur Histologie des Hodens. (*Archiv. für Mikros. Anat.* T. XXXIV et T. XXXVII.)

— Bemerkungen über die chromatoïdenkörper in den Samenzellen. (*Anat. Anzeig.* T. XIV.)

1891 *a*. Beiträge zur Lehre der Entstehung der Karyokinetisches Spindels. (*Archiv. für mikr. Anat.* T. XXXVII.)

1892 *a*. — Die postfoetale Histogenese des Hodens der Maus bis zum Pubertät.

1892 *b*. — Urogenitalsystem. (*Ergebnisse der Anat. und Entwickl.*)

1880. Herrmann (G.). Recherches sur la spermatogénèse chez les Sélaciens. (*Journal de l'anatomie et de la physiologie.*)

1903. Hertwig (R.). Uber Korrelation von Zell und Kerngrosse und ihre Bedeutung

für die Geschlechtliche Differenzierung und die Teilung der Zelle. (*Biologische Centralblatt.* T. XXIII.)

1886. Hoffmann. Die Entwicklungsgeschichte der Genitalorgans bei Anamnien. (*Zeitschrift für wissench. Zool.* T. XLIV.)

1872. Hofmeister. Untersuchungen über Zwischensubstanz im Hoden. (*Sitzungber. Akad. Wissench. Wien.*)

1902. Hollander. Le noyau vitellin de Balbiani et les pseudochromosomes chez les oiseaux. (*Uhr, der Anat. Gesel.*)

1902. Holmgren. Uber den Bau der Hoden und die Spermatogenese von Silpha carinata. (*Anat. Anzeig.* T. XXII.)

1901. — Uber Bau der Hoden von Staphylinus. (*Anat. Anzeig.* T. XIX.)

1911. Hoof (van.). La spermatogénèse dans les Mammifères. I l'évolution de l'élément chromatique dans la Spermatogénèse du Rat. (*La Cellule.* T. XXVII.)

1912 — Le synapsis dans les spermatocytes des mammifères. (*La Cellule.* T. XXVII.)

1911. Hooker. (Davenport.) Der Hermaphroditismus bei Froschen. (*Archiv. für mikr. Anat.* T. LXXIX.)

1887. Hyrtl. Uber die Injectionder Wirbelthierniere und deren Ergebnisse. (*Wiener Sitzungberichte der kaiserl. Akad. der Wissensch.* T. XLVII.)

1901. Jannsens. La spermatogénèse chez les Tritons. (*La Cellule.* T. XIX.)

1903. — Evolution des auxocytes mâles chez Batracoseps attenuatus et Pletodon cinereus. (*La Cellule.*)

1902. — Die Spermatogenese bei den Tritonen nebst einigen Bemerkungen über die Analogie zwischen chemischer und physikalischer Tätigkeit in der Zelle. (*Anat. Anzeig.* T. LXXXI.)

1909. — La théorie de la chiasmatypie. (*La Cellule.* T. XXV.)

1909. Jannsens et Willems. La spermatogénèse dans les Batraciens: la spermatogénèse dans Alytes obstetricans. (*La Cellule.* T. XXV.)

1879. Jensen. Die Struktur der Samenfaden. (*Bergen.*)

1883. — Recherches sur la Spermatogénèse. (*Archives de Biologie.* T. IV.)

1886. — Ueber die Struktur der Samenfaden bei Saugetieren, Vogeln und Amphibien. (*Anat. Anzeig.* et *Archiv. für mikr. Anat.* T. XXX, 1887.)

1911. Jordan. The spermatogenesis of the Opossum with special reference to the accessory chromosome and chondriosomes. (*Archiv. für Zellforschung.* T. VII.)

1889. Jungersen Entwickelungsgeschichte der Geschlechtsorgane bei den Knochenfische. (*Arbeiten der Zool. Institut Würtzburg.*)

1907. King. The spermatogenesis of Bufo lentiginosus. (*Amer. journ. of Anatomy.* T. VII.)

1899. Kingsbury. The spermatogenesis of Desmognathus fusca. (*American journal of Anatomy.* T. I.).

— The degeneration of secondary spermatogonia of Desmognathus fusca. (*Ibid.*)

1886. Knappe. Das Biddersche Organ. (*Morphol. Jahrbuch.* T. XI.)

1888 Kölliker. Enwickelungsgeschichte des Menschen und höheren Tiere. Leipzig

1906. Koltzoff. Studien über die Gestalt der Zelle. Untersuchungen über die Sper-

miogenese der Decapoden. (*Archiv. für Mikr. Anat.* T. LXVII.)

1902. Korff (K. von.). Zur Histogenese der Spermien von Phalangista vulpina. (*Archiv. für mikr. Anat.* T. LX.)

1895. Korschelt. Uber Kernteilung Eireifung und Befruchtung bei Ophyotrocha puerilis. (*Zeitschrift für Wissensch. Zoologie.* T. XL.)

1906. — Uber Morphologie und Genese abweichend gestalter Spermatozoen. (*Verhandl. der deutsch. Zoolog. Geselsch. Marburg.*)

1910. Köster. Morphologie und Genese der Spermatozoen von Gammarus pulex. (*Zool. Anzeig.* T. XXXV.)

1910. Kuschakewitsch. Die Entwickelungsgeschichte der Keimdrüsen von Rana esculenta. (*Festschrift für Hertwig.*)

1898. Laguesse. Origine du zymogène. (*Compt. rend. de la Société de Biologie.*)

1899. — Corpuscules paranucléaires, parasomes, filaments basaux et zymogène dans les cellules secrétantes. (*Cinquantenaire de la Société de Biologie.*)

1900. — Sur les paranuclei et le mécanisme probable de l'élaboration dans la cellule pancréatique de la Salamandre. *XII*e *Congrès Internat. de Médecine.*

1906. — Le pancréas. (*Revue d'Histologie.*)

1907. Lams (H.). Contribution à l'étude du vitellus dans l'ovule des Amphibiens. (*Archives d'Anatomie microscopique.* T. IX.)

Langerhans. *Cité d'après Laguesse* (**1906.**)

1890. Latter. Abnormal reproductive organ in Rana temporaria. (*Journ. of Anatom. and physiol.* T. XXIV.)

1885 et **1886.** La Valette Saint-George (von) Spermatologische Beiträge. (*Archiv. für Mikr. Anat.*)

1875. — Die spermatogenese bei den Amphibien. (*Archiv. für Mikr. Anat.*)

1898. Lenhossek. Untersuchungen über die Spermatogenese. (*Archiv. für Mikros. Anat.* T. LI.)

1902. — Ueber die Centralkörperchen in den Zwischensubstanz des Hodens. (*Bibliographie anatomique.* T. VII, p. 99.)

1912. Levi (G.). Sull' origine delle cellule germinali ; Nota riassuntiva. Anfibi. (*Archivio fisiologico.* T. II.)

1850. Leydig. Zur Anatomie der mannlichen Geschlechtorgane. (*Zeitschr. für Wisss. Zoolog.*).

1877. — Die anuren Batrachier der deutschen Fauna. (*Bonn.*)

1904. Loisel. Caractères sexuels secondaires et testicules chez Rana. (*Compt. rend. soc. Biologie.* T. LVI, p. 446.)

1900 et **1901.** — La spermatogénèse chez le moineau domestique. (*Journal de l'anatomie et de la physiologie.*)

1910. Mac Clendon. A note on the dynamic of cell division. (*Arch. für Entwickelungs. mechanik.* T. XXXIV.)

1900. Mac Clung. The spermatocyte division of Locustidæ. (*Kansas univers. scienc. Bull.* T. II.)

1901. — Notes on the accessory chromosome. (*Anat. Anzeig.* T. XX.)

1902. — The accessory chromosome sex determinant). *Biolog. Bull.* T. III.)

1904. Mac Gill. The spermatogenesis of Anax junius. (*Univ. Missouri Studies.* T. II.)

1910. — The behaviour of the nucleoli during ovogenesis of the Dragon fly with especial reference to synapsis.

1899. Mac Gregor. On the spermatogenesis of Amphiuma. (*Journal of Morphology.*)

1904. Maréchal (J.). Sur l'ovogénèse des Sélaciens et de quelques autres chordates (*La cellule.* T. XXIV.)

1884. Marshall On certain abnormal conditions of the reproductive organs in the frog. (*Journal of Anatom. and physiol.* T. XVIII.)

1905. Martins Mano (Th.) Nucléoles et chromosomes dans le méristème radiculaire de Solanum tuberosum et Phaseolus vulgaris. (*La Cellule.* T. XII.)

1889 *a.* Massart. Sur l'irritabilité des spermatozoïdes de la grenouille. (*Bull. de l'Académie royale de Belgique.* T. XV.)

1886 *b.* — Sur la pénétration des spermatozoïdes dans l'œuf de la grenouille. (*Ibid.* p. 215.)

1909 Max Morse. The nuclear components of the sex cells of four species of cockroaches. (*Archiv. für Zellsorschung.* T. III.)

1907. Medes. Spermatogenesis of Scutigera forceps. (*Biol. bull. Marine laborat.* T. IX.)

1865. Mendel. Versuche über Pflantzenhybriden. (*Verdandl. der Naturforscher in Brunn.*)

1891. Meves. Ueber amitotische Kernteilung in den Spermatogonien des Salamanders und Verhalten der Attractionsphäre bei derselben. (*Anat. Anzeig.*)

1893. — Uber eine Art der Entstehung ringformiger Kerne und die bei ihnen zu beobachten der Lagen und Gestalten der Attractionsphäre. (*Inaug. Diss. Kiel.*)

1895. — Ueber eine Metamorphose der Attractionssphäre in den Spermatogonien von Salamandra maculosa. (*Archiv. für mikrosk. Anat.* T. LXIV.)

1896. — Uber die Entwickelung der mannlichen Geschlechtszellen von Salamandra maculosa. (*Archiv. für Mikr. Anat.* T. L.)

1899. — Uber Struktur und Histogenese der Samenfaden von Salamandra maculosa. (*Arch. für Mikros. Anatomie.* T. L.)

1901. — Uber den von La Valette Saint-George entdecken Nebenkern der Samenzellen. (*Archiv. für Mikr. Anat.* T. LVI.)

1901. — Struktur und Histogenese der Spermien. (*Ergebnisse der Anat. und Entwicklungs gesch.* T. II.)

1902. — Uber Struktur und Histogenese der Samenfaden des Meerschweinchens. (*Arch. für Mikr. Anat.* T. LIV.)

1902. — Uber oligopyrene und apyrene Spermien und über ihre Entstehung nach Beobachtungen an Paludina und Pygaera. (*Archiv. für Mikr. Anat.* T. LXI.)

1907. — Die Chondriokonten und ihre Verhaltnisse zur Filarmasse Flemmings. (*Anat. Anz.* T. XXXI.)

1908. — Die Spermatocytteilungen bei der Honigbiene nebst kritische Bemerkungen uber Chromatinreduktion. (*Archiv. für Mikr. Anat.* T. LXXI.)

1908 — Die Chondriokonten als Träger erheblicher Anlagen. (*Archiv. für Mikr. Anat.* T. LXXII.)

1908. — Es gibt keine parralele Konjugation der Chromosomen. (*Archiv. für Zellforschung.*)

1912. — Verfolgung des sogenanntes Mittelstuckes des Echiniden Spermiens im befruchteten Ei bis zum Ende der 1e Furschungsteilung. (*Archiv. für Mikr. Anat.*)

1908 Meves und Duesberg. Die Spermatocytteilungen bei der Hornisse. (*Archiv. für Mikr. Anatomie.* T. LXXI.)

1912. Meynes. Transplantation embryonales und Jugendlicher Keimdrüsen auf erwachsene Individuen bei Anuren. (*Archiv. für Mikr. Anat.* T. LXXIX.)

189 . Mitrophanow. Ein Fall von Hermaphroditismus bei Frosche. (*Arbeiten aus den zoolog. labo. der univers. Würtzburg.*)

1900. Mollé. (van.). La spermatogénèse chez l'écureuil. (*La Cellule.*)

1893. Moore. On the relationships und role of the Archoplasm during mitosis in larval Salamander. *Quartely journal of microsc. science.* T. XXXIV.)

1894. — Some points in Spermatogenesis of Mammalia. (*Internat. Monatschrift.* T. II.).

1895. — On the structural changes in the reproductive organs during the spermatogenesis of Elasmobranches. (*Quartely Journ. of Microsc. science.* T. XXXVIII.)

1906. Moore et Embleton. On the synapsis in Amphibia. (*Proced. of the royal society of London.* T. LXXVII.)

1905. Moore et Robinson. On the behaviour of the nucleolus in the spermatogenesis of Periplaneta americana. (*Quartely journ. of Microsc. Science.* T. XLVIII.)

1900. Montgommery. Spermatogenesis of Peripatus up to the formation of the spermatide. (*Zoologische Jahrbücher.*)

1902. — The heterotypic maturation mitosis in Amphibia and its signifiance. (*Biol. Bull.* T. IV.)

1905. — The spermatogenesis of Syrbula and Lycosa with general consideration upon chromosome reduction and the heterechromosomes. (*Proced. Acad. natur. scien. Philadelphie.*)

1906. — Chromosomes in the spermatogenesis of the Hempitera heteroptera. (*Trans. Americ. philom. soc.*).

1907. — Complète discharge of mitochondria from the spermatozoon of Peripatus. (*Biol. bull.* T. XXII.)

1911. — Differenciation of the human cells of Sertoli. (*Biol. Bull.* T. XXI.)

1908. Moraux. Sur les éléments ciliés et glandulaires de la trompe utérine. (*Bibliographie anatomique.* T. IX.)

1906. Munson. Spermatogénesis of the Butterfly. (*Papilio Rutalus.*) *Procéd. Boston Society natur. hist.*)

1906. Murray. Zahl und Grossenverhältnisse der Chromosomen bei *Lepidosiren paradoxa* (*Fitz*) (*Anat. Anzeiger*, T. XXIX.)

1897. Niessing. Die Betheiligung von Centralkörper und Sphäre am Aufbau des Samenfadens bei Saugethieren. (*Archiv. für Mikr. Anat.* T. III.)

1892 *a.* Nicolas. Les spermatogonies chez la Salamandre d'hiver. (*Compt. rend. de la Soc. de Biologie. Paris.*)

1892 *b.* Les sphères attractives et le fuseau achromatique dans le testicule adulte, dans la glande génitale et le rein embryonnaire de la Salamandre. (*Paris. Comptes rendus de la Société de Biologie.*)

1880. Nussbaum (M.). Von der Bedeutung der Hodenzwischensubstanz. (*Archiv. für Mikr. Anat.* T. XVIII.)

1890. — Zum Diefferenzierung des Geschlechts im Tierreich. (*Arch. für Mikr. Anatomie.* T. XVIII.)

1900. — Die Lappenbildung des Hodens einheimischen Urodelen. (*Zoolog. Anzeiger.* T. IXXX, p. 175.)

1903. — Die Kernformen bei der Spermatogenese der Batrachier. (*Verhandl. der Anat geselsch.* T. LXXXVI.)

1905. — Einfluss des Hodensekretes auf die Entwicklung des Brunstsorgane des Landfrosches. (*Sitzungberichte Niederrheingeselschaftes Naturforsch. Bonn.*)

1906 *a.* — Untersuchungen uber den Einfluss des Hungers auf die Entwickelung der mannlichen Geschlechtorgane der Rana fusca. (*Anat. Anz.* T. XXIX.)

1906 *b.* — Uber den Einfluss der Jahreszeit, des Alters und der Ernährung auf die Form der Hoden und Hodenzellen der Batrachier. (*Arch. f. Mikr. Anat.* T. LXVIII.)

1907. — Experimentelle Bestätigung der Lehre von der Regeneration im Hoden einheimischer Urodelen. (*Arch. für gesamte physiologie.* T. CXIX, p. 443.)

1912. — Uber den Bau und die Tätigkeit der Drüsen. (*Arch. f. Mikr. Anat.*). Der Bau und die cyclischen Veranderungen der Samenblasen von Rana fusca.

1909. Œttinger Zur Kenntniss der Spermatogenese bei den Myriopoden. (*Archiv. für Zellforschung.*)

1889. Oppel. Beiträge zur Anatomie des Proteus anguineus (*Arch. f. Mikr. Anat.* T. XXXIV.)

1907. Otte. Samenreifung und Samenbildung von *Locusta viridissima.* (*Zoolog. Anzeig.* T. XXX, p. 529 et 750.)

Otth cité d'après Retzius.

1902. Pantel et de Sinety. Sur l'évolution de la spermatide chez *Notonecta glauca.* (*Compt. Rend. Académie des Sciences Paris.* T. CXXXV, p. 997 : *Ibid.* T. CXXXV, p. 1359.)

1898 Paulmier. The spermatogenes's of Anasa tristis. (*Journal of Morphology suppl.* T. XV.)

1885. Platner. Uber die Spermatogenese bei der Pulmonaten. (*Archiv. für Mikr. Anat.* T. XXV.)

1889. — Beitrage zur Kenntniss der zelle. (*Arch. für mikr. Anat.* T. XXXIII.)

1897. Plato (J.) Die interstitiellen Zellen des Hodens und ihre physiologische Bedeutung. (*Arch. f. Mikr. Anat.* T. XVIII.)

1910 Perroncito. Contributo allo studio della biologia cellulare: mitochondri, chromidii e apparato reticolare interno nelle cellule spermatiche. (*Rendic. Reale Accad. dei Lincei* et *Archiv. italian. di Biologia.* T. LIV.)

1899 Peter. Die Bedeutung der Nahrzelle in Hoden. (*Arch. f. Mik. Anat.* T. LIII).

1882 Pflüger. (*Pflügers Archicü für die Gesamte Physiologie.* T. XXII)

1907. Popoff. Eibildung bei Paludina vivipara und Chromidien bei Paludina und Helix. (*Arch. für Mikr. Anat.* T. LXX, p. 43.)

1911. Pottet. (M.). Contribution à l'étude anatomique et physiologique du corps jaune pendant la grossesse. (*Thèse Paris.*)

1887. Prenant. (A.). Etude sur la structure du tube séminifère des mammifères. Recherches sur la signification des éléments qui le constituent. (*Thèse Nancy.*)

1889. — Contribution à l'histogénèse du tube séminifère. Le tube séminifère se développe-t-il avec une ou deux sortes de cellules ? (*Internat. Monatsschift.* T. VI.)

1892. — L'origine nucléaire du fuseau achromatique dans les cellules séminales de la Scolopendre. (*Comptes rend. de la soc. de Biologie*, 26 *mars*).

1892. — Comparaison de la spermatogénèse et de l'ovogénése. Valeur morphologique du spermatozoïde et de l'œuf. (*Journal de l'anatomie et de la physiologie.*)

1893. — Sur le corpuscule central. (*Bulletin de la Société des sciences, Nancy.*)

1899 *a*. — Observations cytologiques sur les éléments séminaux des Gastéropodes pulmonés. (*La Cellule.* T. IV.)

1899 *b*. — Observations cytologiques sur les éléments séminaux des Reptiles. (*La Cellule.* T. IV.)

1899. — Cellules vibratiles et cellules à plateau. (*Bibliographie anatomique.* T. VII.)

1907. — Notes cytologiques les cellules ciliées et les cellules muqueuses dans l'épithélium œsophagique du Triton. (*Archives d'anatomie microscopique.* T. VII.)

1910. — Théories et interprétations physiques de la mitose. (*Journal de l'anatomie et de la physiologie.* T. XLVI.)

1911. — La base cellulaire de l'hérédité, la substance héréditaire. (*Science* T. IX.) *et journal de l'anatomie.* T. XLVI.)

1896. Rabl. Uber die Entwickelung des Urogenitalsystems der Selachiers. (*Morphologisch. Jarbücher.* T. XXIV, p. 63.)

1895. Rawitz. Centrosoma und Attractionsphäre in den Ruhendenzellen des Salamanders Hodens. (*Arch. f. Mikr. Anat.*)

1896. — Untersuch. über Zelltheilung. (*Arch. f. Mikr. Anat.* T. XXXXVII.)

1892. Rath Vom. Uber die Bedeutung amitotisches Kerntheilung im Hoden.

1893. — Beiträge zur Kenntniss der Spermatogenese von Salamandra maculosa. (*Zeitschrift für Wissensch. Zoologie.* T. LVII.)

1904. Reesse (A. M.). Sexual elements of Cryptobranchus alleghaniensis. (*Biolog. Bull. Marine Biol. Laborat. Woods.* T. VI.)

1901. Regaud. Phagocytose dans l'épithélium séminal de spermatozoïdes d'apparence normaux. (*Bibliographie anatomique.* T. IX, p. 37 à 63.)

1906. — Sur la fasciculation des spermies et la rétraction de leurs faisceaux vers le noyau de Sertoli. (*Compt rend. Soc. Biol.* T. LXI, p. 431.)

1910. — Etude sur la structure du tube séminifére et la spermatogénèse chez les mammifères. (*Arch. d'Anat. microsc.* T. XI.)

1911. Regaud et Nogier. Sur les cellules oviformes de l'épithélium séminal du chat et du chien adultes et les relations génétiques de la lignée spermatique avec les cellules nourricières. (*Comp. rend. Assoc. Anat.* T. XIII, Paris.)

1911. Regaud et Tournade. Différences de motilité des spermatozoïdes recueillis dans les segments divers des voies spermatiques. (*Comp. rend. Ass. Anat. Paris.*)

1911 *b.* — Sur le sort des spermatozoïdes inclus dans l'épididyme. (*C. Rend. Ass. anat.*)

1906. Retzius. Die Spermien der Amphibien. (*Biologische Untersuchungen*, p. 49.)

1902. — Weitere beiträge zur Kenntniss der Spermien des Menschen und einiger Saugethiere. (*Biol. untersuch.* T. X, p. 45.)

1962. — Uber ein Spiralfaserapparat am Kopfe der Spermien der Selachier. (*Biol. Untersuchungen.* T. X, p. 61.)

Et descriptions de divers spermatozoïdes. (*In Biol. Untersuchungen*, 1904, 1906, 1909, 1912.)

1876. Romiti. Uber den Bau und Entwickelung des Eierstockes und Wolfschenganges (*Arch. für Mikr. Anat.* T. X.).

1909. Rubaschkin. Uber die Urgeschlechtzellen bei Saugetieren. (*Anatomische Hefte.* T. XXXIX.)

1910. — Chondriosomen und Differenzierungsprozesse bei Saugetierembryonen. (*Anatomische Hefte.* T. XXXXI)

1889 *a.* Rückert. Zur Entwicklungsgeschischte des Ovarialeies bei Selachiern. (*Anatomischer Anzeiger.* T. VII.)

1889 *b.* — Zur entwickelung des Excretionsystems der Selachier. (*Zool. Anzeig.* T. XII.)

1905. Sanfelice. Spermatogenesi dei vertebrati. (*Archives italiennes de Biologie.* T. XXII.)

1897. Sargant miss. Spermatogenesis of Lilium Martagon. (*Annals of Botanic*, T. XI.)

1910. Schapitz. Die Urgeschlechtzellen von Amblystoma. (*Arch. für Mikr. Anat.* T. LXIX.)

1901. Schoenfeld. La spermatogénèse chez le taureau et chez les Mammifères en général (*Archives de Biologie.* T. XVIII.)

1900 — La spermatogénèse chez le taureau. *Bibliographie Anatomique.* T. XVII) Quelques détails de la spermiogénèse chez le taureau. (*Comptes rendus de l'Association des anatomistes.*)

1905 *a.* Schreiner (A. et K.). Neue Studien über die Chromatinreifung der Geschlechtzellen. Die Reifung der mannlichen Geschlechtzellen von *Salamandra maculosa*, *Spinax niger* und *Myxine glutinosa.* (*Arch. de Biologie.* T. XXII.)

1905 *b.* — Uber die Entwickelung der mannliche Geschlechtzellen von *Myxine glutinosa.*

1905 *c.* — Die Centriolen und ihre Ve mehrungsweise. (*Arch. Biologie.* T. XXI, p. 183.)

1906 *a.* — Entwickelung der mannliche Geschlechtzellen von *Myxine glutinosa.* (*Arch. für Zellforschung.* T. I, p. 152.)

1906 *b.* — Die Chromatinnreifung der Geschlechzellen. Die Reifung des Geschlechtzellen von *Ophyotroca puerilis.* (*Arch. de Biologie.* T. XXII, p. 419.)

1908 — Zur Spermienbildung der Myxinoïden. (*Arch f. Zellforschung.*)

1908 — Zur Spermienbildung der Myxinoiden (*Archiv. für Zellforschung.* T. I.).

1888. Schultze (O.). Uber den Einfluss des Hungers auf die Zellkerne. (*Sitzungberichte der Physiol. Medizin. geselschaft Würzburg.*)

1865. Schweigger-Seidel. Uber die Samenkörperchen und ihre Entwickelung. (*Arch. für Mikr. Anat.* T. I, p. 109.)

1900. Sjöwall. Ein Versuch das Binnennetz von Golgi-Kopsch bei der Spermatogenese un Ovogenese zu homologisieren. (*Anat. Anzeiger.* T. XXVIII.)

1887. Semon. Die indifferente Anlage der Keimdrüsen beim Hünhchen und ihre Differenzierung zum Hoden. (*Jenasche Zeitschr. Naturwiss.*)

1901. — Zur Entwickelungsgechischte der Urogenitalsystems der Dipnoer. (*Zool. Anzeig.*)

1874. Semper. Das Urogenitalsystem der Höhere Wirbelthiere. (*Centralbatt für Mediz. Wissench.*)

1875. — Das Urogenitalsystem der Plagiostomen. (*Arbeiten Zoolog. Zootom. Institut Würtzburg.*)

1865. Sertoli (E.). Della esistenza di particolari cellule ramificate nei canalicoli seminiferi del testicolo umano. (*Il. Morgagni.*)

1901. Sinety (de.). Cinèses spermatocytiques et chromosome spécial chez les Orthoptères. (*Comp. Rend. Acad. des Scienc. Paris.* T. CXXXIII, p. 834.)

1910. Smith (G.). Studies in the experimental analysis of sex on spermatogenesis : the formation of Giant spermatozoa in hybrid Pingeons *Quartely Journ. of microscop. scienc.* T. 58.)

1910. Spehl et Polus. Les premiers stades du développement des glandes génitales chez l'Axolotl. (*Archiv. de Biologie.* T. XXVII, Fasc. 1, p. 63.)

1876. Spengel. Das Urogenitalsystem der Amphibien. (*Arbeiten aus den Zoologis. Zootom. unters. Würtzburg.* T. III, p. 162.)

1902 *a.* Stephan. Remarques sur les formes tératologiques des cellules séminales. (*Comp. Rend. Soc. Biol. Paris*, T. LIV, p. 634.)

1902 *b.* — Sur les homologies de la cellule interstitielle. (*C. R. Soc. Biol. Paris.*)

1903. — Processus paraévolutifs de la spermatogénèse. (*C. R. Assoc. Anat.*

1904 *a.* — Les cellules de Sertoli chez les Sélaciens. (*C. R. Soc. Biol. Paris.*)

1904 *b.* — Sur la signification des cellules séminales contenues dans les espaces interstitiels. (*C. R. Soc. Biol. Paris.* T. LIV, p. 773.)
Liége et Bibliographie anatomique. T. XII, p. 13.)

1905. *a.* — Recherches sur quelques points de la spermatogénèse des Sélaciens. (*Arch. Anat. Microsc.* T. VI, Fasc. 1, p. 43.)

1905 *b.* — Sur le développement des spermies du coq. (*Bibl. anat.* T. XII, fasc. 6, p. 239.)

1903. Stevens. On the ovogenesis and spermatogenesis of Sagitta bipunctata. (*Zoolog. Jahrbucher abt. anat. und ontog.* T. XVIII.)

1905. — Studies in spermatogenesis with especial reference to the accessory chromosom. (*Publ of Carnegie. Inst.*)

1906. *a.* — A study of the germ cells of certain Diptera with reference to the heterochromosomes in certain species of Coleoptera, Hemiptera and Lepidoptera with especial reference to sex determination. (*Carnegie Inst. publ. n°* 36)

1906. *b.* — Studies in spermatogenesis ; a comparative Study of the heterochromosoms in certain species of Coleoptera, Hemiptera and Lepidoptera.

1907. — Various typs of heterochromosom in the Coleoptera. *Proc.* 7e, *Internat. Zool. Cong. Boston*, p. 377).

1908. — On the phenomena of synapsis. (*Journ. exp. Zool.* T. V.).

1911. — Preliminary note and heterochromosome in the Guinea Pig. (*Biol. Bull.* T. XX.)

1895. Stricht. (Van der.) Contribution à l'étude de la forme de la structure et de la division du noyau. (*Bulletin de l'Acad. royale de Belgique.* T. XXIX.)

1902. Sutton. On the morphology of the chromosome groups in Brachystola magna. (*Biol. Bull.* T. IV.)

1883. Swaen et Masquelin. Etude sur la spermatogénèse. (*Arch. de Biol.* T. IV.

1910. Tchaschin S.) Uber die Chondriosomen der Urgeschlechtzellen bei Vogelembryonen. (*Anat. Anz.* T. XXXVII.)

1910. Tchassownikoff. Uber indirekte Zellteilung bei der Spermatogenese von Helix. (*Anatom. Heft.* T. XXIX, p. 311.)

1911. — Zur frage über die Centrosomen, Sphären und achromatischen Figuren der Zellen. (*Anat. Hefte.* T. ILV, p. 197.)

1905. Tellyesnicki (K. von.). Ruhekern und mitose. (*Arch. für Mikr. Anat.*)

1906. — Die Erklarung einer histologiches Tauschung, der sogenannanten Copulation der Spermien und der Sertolischen Elemente. (*Arch. für Mikr. Anat.* T. LXVIII, p. 540.)

1902. — Zur Kritik der Kernstrukturen. (*Archiv. für Mikr. Anat.* T. LX, p. 1.).

1907. — Ist die Entstehung der Chromosomen bei der Mitose eine Evolution oder eine Epigenese. (*Verhandl. der Anat. Geselsch.* T. XXI, p. 233.)

1900. Tennent. A heterochromosome of male origin in Echinoids. (*Biolog. Bull. Marine Lab. Woods Hole.* T. XXI, p. 152.)

1912 *a.* Terni. Demonstrazione di condrioconte nei viventi. (*Anat. Anzeig.* T. XLI, p. 511.)

1912 *b.* — (1) La spermatogenesei di Geotriton fuscus. (*Arch. ital. di Anat. embryol.* T. X.)

1879. Tourneux. Les cellules interstitielles du testicule. (*Journ. de l'Anat. et de la Phys.*)

1904. Tretjakoff. Die Spermatogenese bei Ascaris megalocephala. (*Arch. für Mikr. Anat.* T. LXV.)

1852. Wagner et Leuckart. In Todd Cyclopædia of anat. and phys. T. IV. *Londres.*

1870. Waldeyer. Eierstock und Ei. Ein Beiträg zur Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Sexualorgane. (*Leipzig.*)

1900. Wallace. The accessory chromosom in the spider. (*Anat. Anzeig.* T. XVIII.)

1906. Wassilief. Die Spermatogenese von Blatta Germanica. (*Archiv. für Mikr. Anat.* T. LXX.)

1911. Vedjkowsky (F.). Zum Problem der Vererbungsträger. *Prag.*

1892. Vialleton. La division indirecte des cellules. (*Revue scientifique.*)

1902. Voinov. Le rôle probable de la glande interstitielle. (*Compt. Rend. Soc. Biol. T.* LVIII, p. 414.)

(1) Je n'ai pu me procurer le mémoire de Terni qu'après que ce travail était complètement rédigé.

1906. Walker et Embleton. On the origin of Sertoli or foot cells of the testis. (*Proc. Roy. Soc. London.* T. LXXVIII.)

1892. Watasé (S.). The origin of the Sertoli cells. (*Amer. Nat.* T. XXVI.)

1887. Weissmann (A.). Uber die Zahl der Richtungskörper und über ihre Bedeutung für die Vererbung. *Jena.*

1899. Wheler. The development of urogenitalorgans of the Lamprey. (*Zool. Jahrb.* T. XII.)

1907 *a.* Whitehead (R. H.). The presence of granules in the interstitial cells of the testis. (*Amer. Journ. Anat.* T. VI, p. 60.)

1907 *b.* — A microcheminal study of the fatty bodies in the interstitial cells of the testis. (*Anat. Record.* T. VI, nº 2, p. 65.)

1889. Wijhe (van). Uber die Mesodermsegmente des Rumpfes und die Entwickelung des Excretionsystems. (*Arch. für Mikr. Anat.* T. XXXIII.)

1901. Wilcox. Longitudinal and transverse division of chromosomes. (*Anat. Anzeig.* T. XIX.)

1895. — Spermatogenesis of *Caloptenus femur rubrum* and *Cicada tibicen.* (*Bull. Museum comp. zool. Harward Coll. Boston.* T. XXIX.)

1896. — Further studies on the spermatogenesis of Caloptenus femur rubrum. (*Bull. of the Museum of Comparative Zoology Harvard Collège.*)

1912. Wilke. Zur frage nach der Herkunft der Mitochondrien in den Geschlechtzellen. (*Anat. Anz.*)

1900. Wilson. The cell in development and inheritance (*New-York.*)

1905. — Studies on chromosomes; the behavior of idiochromosomes and heterotropic chromosomes in Hemiptera. (*Journ. of expér. zool.* T. II.)

1906. — Studies on chromosomes the paired microchromosomes, idiochromosomes and heterotropic chromosomes in Hemiptera. *Ibid.*

1907. — Studies on chromosomes; the sexual differences of the chromosome groups of closely related species and varieties and their possible bearing on the physiological species. (*Proced 7e, zoologic. Congr. Boston.*)

1900. Winiwarter. Recherches sur l'ovogénèse et l'organogénèse de l'ovaire chez les Mammifères. (*Archives de Biol.* T. XVII.)

1909. Winiwarter et Saintmont. Nouvelles recherches sur l'ovogénèse et l'organogénèse de l'ovaire chez les Mammifères. (*Arch. de Biol.* T. XXIV.)

1900. Woods (Fr. A.). The origin and migration of the germ cells in Acanthias. (*Amer. Journ. of Anat.* T. I, p. 307.)

1904. Zarnik (B.). Uber die Geschlechtsorgane von Amphioxus. (*Zool. Jahrbücher.* T. XXI.)

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE II

Topographie et variations saisonnières du testicule des Batraciens.

Les figures de cette planche ont été dessinées d'après des préparations fixées au liquide de Flemming et colorées à la safranine-vert lumière, à l'exception des figures 4, 5, 12 qui proviennent de préparations fixées au liquide de Bouin et colorées à la brésiline-vert lumière.

FIG. 1. Coupe totale d'un petit lobe testiculaire de Triton alpestris en mars. On voit en haut la zone à spermatogonies, en bas la zone renfermant les cystes de spermatozoïdes. Les caractères sexuels secondaires : crête, couleurs vives, étaient bien développés chez cet animal.)

FIG. 2. Coupe d'un lobe de taille comparable au précédent chez la même espèce en mai (moment de l'accouplement). La plage à gonies a un peu augmenté, les cystes à spermatozoïdes sont partiellement vidés, une partie est remplacée par du tissu glandulaire bourré de graisse.

FIG. 3. Coupe d'un lobe testiculaire chez la même espèce, au commencement de juillet. Les spermatogonies ont augmenté et sont partiellement transformées en spermatocytes (noyaux plus foncés), *d*, cystes dégénérescents. Le tissu glandulaire est encore bien développé. Fin juillet, il a complètement disparu.

FIG. 4. Coupe dans un testicule de Bombinator pachypus en novembre. Tubes séminifères bien nets, poussées préspermatogénétiques.

FIG. 5. Coupe dans un testicule d'un animal de même espèce, en juillet. Tubes séminifères indistincts. Poussée spermatogénétique véritable. (Le grossissement est un peu plus fort que fig. 4.)

FIG. 6. Coupe dans un testicule de Rana esculenta en janvier. Poussées préspermatogénétiques, tissu interstitiel bien développé. Les spermatozoïdes ne sont pas disposés en faisceaux.

FIG. 7. Coupe dans un testicule chez la même espèce en juillet. Poussée spermatogénétique véritable. Les tubes séminifères sont mal distincts. Le tissu interstitiel a régressé.

FIG. 8. Coupe dans un testicule de Rana temporaria en janvier. Spermatozoïdes groupés en faisceaux bien nets. Spermatogonies rangées le long de la paroi des tubes. Pas trace de poussées préspermatogénétiques.

FIG. 9. Coupe dans un testicule chez la même espèce en mars (Accouplement); évacuation des spermatozoïdes.

FIG. 10. Coupe dans un testicule chez la même espèce fin mars. Le tissu interstitiel est bien développé. Les tubes séminifères sont vides de spermatozoïdes, on y rencontre des gonies I et des noyaux de Sertoli qui se clivent activement.

FIG. 11. Portion de la même coupe que fig. 6 (plus grossie) *g*, gonies I ; *cy*, spermatocytes ; *ce*, canal efférent ; *z*, spermatozoïdes ; *s*, cellule de Sertoli ; *end*, cellules aplaties limitant les travées de tissu interstitiel.

FIG. 12. Même coupe que fig. 7. Mêmes lettres que fig. 8, *si*, spermatide.
FIG. 13. Même coupe que fig. 8 (mêmes lettres.)
FIG. 14. Même coupe que fig. 10.
} même grossissement que fig, 11.

FIG. 15 et 16. Trois stades de l'évolution du cyste chez un Urodèle (Axolotl). *a*, cyste à gonie primitive ; *b*, cyste à spermatogonies II peu nombreuses, début du cloisonnement en cystes secondaires ; *c*, cyste à gonies II très nombreuses cloisonné en cystes secondaires.

PLANCHE III

Cellules indifférentes ou gonies primitives.

FIG. 17 à 23. Gonies primitives de Bombinator igneus. Fixation au liquide de Bouin. Coloration : fer-Bordeaux-Vert lumière.

FIG. 17. Noyau à son état moyen, sphère entourée d'un anneau mitochondrial. Il y a une petite condensation mitochondriale en dehors de la sphère. Corps pyrénoïdes en vert.

FIG. 18. Le noyau est coupé seulement à ses deux extrémités. Figures mitochondriales en halo. Sphère à longues irradiations probablement artificielles.

FIG. 19. Noyau au minimum de polymorphisme avec une invagination. Concentration des mitochondries vers la sphère.

FIG. 20. Noyau à son maximum de polymorphisme avec incisures. Corps mitochondrial compact.

FIG. 21. Noyau très polymorphe avec cytoplasme finement granuleux. Arrangement en série de la chromatine. Un lobe du noyau séparé est en dégénérescence. Cet état de la cellule peut être rattaché à l'évolution oviforme.

FIG. 22. Prophase avancée, fuseau central.

FIG. 23. Métaphase.

FIG. 24 à 33. Gonies primitives chez Hyla arborea.

FIG. 24, 25. Noyaux au maximum de polymorphisme avec incisures.

FIG. 26, 27. Noyaux au minimum de polymorphisme. Fig. 26, un nucléole structuré se trouve isolé dans un lobe étroit du noyau. Fig. 27, anneau mitochondrial et corps pyrénoïde structuré.

FIG. 29. Prophase. On se rend très bien compte de la régularisation progressive du noyau par suite du gonflement prophasique.

FIG. 30. Mise au fuseau.

FIG. 31, 32. Métaphases avec inclinaison en sens inverse des pôles du fuseau.

FIG. 33. Télophase. Division d'un des pôles du fuseau.

FIG. 34 à 39. Spermatogonies primitives de Bufo vulgaris.

Fig. 34, 35. Noyaux au minimum de polymorphisme (vue d'ensemble).
Fig. 36. Noyau au maximum de polymorphisme (coupe). On voit la sphère au centre des lobes du noyau. Canalicules nucléaires coupés transversalement.
Fig. 37. Prophase au début. Persistance des nucléoles.
Fig. 38. Gonies I après la division. Rotation des centres de près de 1800.
Fig. 40 à 43. Gonies I chez Alytes obstetricans.
Fig. 40. Noyau presque arrondi. Sphère dans une encoche du noyau.
Fig. 41. Noyau au maximum de polymorphisme avec incisures. Anneau mitochondrial imparfait.
Fig. 42. Prophase.
Fig. 43. Aster. On ne voit pas entre les chromosomes de différences nettes.
Fig. 44 et 47 à 50. Détail de divers lobes du noyau chez Bombinator (44) et Bufo (46 à 50) pour le canalicule nucléaire et ses rapports avec le nucléole.
Fig. 43. Nucléoles de Hyla (Les corps pyrénoïdes ont le même aspect).

PLANCHE IV

Gonies primitives chez les grenouilles.

Fig. 51 à 73. Fixation et coloration de Flemming. Fig. 74 à 78. Fixation et coloration de Benda.
Fig. 51 à 63. Rana esculenta. 65 à 73, Rana temporaria. 74 à 77, Rana esculenta. 78, Bufo vulgaris.
Fig. 51, 52. 54 Gonies du type ordinaire de Rana esculenta.
Fig. 53. Un corps pyrénoïde dégénéré. Fig 52, canalicule intranucléaire.
Fig. 54. Noyau à nucléole très gros et vacuolaire.
Fig. 55. Un petit noyau est isolé avec un gros nucléole.
Fig. 57. Noyau au maximum de polymorphisme avec incisures. Lobe du noyau détaché et dégénéré. Nucléole excentrique.
Fig. 56. Nucléole excentrique repoussant la membrane nucléaire.
Fig. 58. Prophase. Nucléoles persistants.
Fig. 59. Prophase avancée, nucléoles disparus.
Fig. 60. Métaphase (coupe axiale). Les chromosomes se séparent par leurs extrémités.
Fig. 61. Anaphase.
Fig. 63. Télophase (partage irrégulier des corps pyrénoïdes).
Fig. 68, 69, 70, 71, 72. Formes normales des noyaux chez Rana temporaria. Canalicules nucléaires.
Fig. 65, 66, 67. Noyaux très irréguliers et incisés ; en 67 amitose dégénérative.
Fig. 273. Prophase.
Fig. 74 à 77. Mitochondries chez Rana esculenta.
Fig. 74, 77. Corps mitochondriaux compacts.
Fig. 75. Figure de dispersion des mitochondries.
Fig. 76. Corps mitochondrial irrégulier et juxtanucléaire dans une cellule à noyau très polymorphe.
Fig. 78. Formations mitochondriales en halo chez Bufo.

PLANCHE V

Eléments anormaux.

Fig. 79 à 83 et 86, 87, 93, 94. Evolution et dégénérescence oviforme des gonies primitives chez Rana esculenta. Méthode de Flemming. (Les figures de cette planche sont très inégalement grossies. On a indiqué à côté de chacune, en pointillé, le diamètre d'une spermatogonie normale).
Fig. 79. Gonie à noyau très polymorphe et à sphère excentrique. La chromatine est disposée en série de grains, on ne peut cependant assurer que cette cellule soit certainement vouée à l'évolution oviforme.
Fig. 80, 81. Cellules en voie d'évolution oviforme, mais à peine hypertrophiées, filaments pointus dans le cytoplasme.
Fig. 82. Cellule hypertrophiée à sphère hérissée de pointes.
Fig. 83, 84. Cellules très hypertrophiées avec filaments pointus. Fig. 83, la cellule est envahie par des cellules folliculeuses. En 83, les nucléoles et la chromatine ont la disposition caractéristique des œufs. A côté de la fig. 83, une gonie I de taille normale pour montrer l'hypertrophie considérable.
Fig. 86, 94, 95. Formation des filaments pointus aux dépens du corps pyrénoïde.
Fig. 86. Le nucléole du noyau et le corps pyrénoïde se débitent tous deux en filaments pointus.
Fig. 93. Cellule de structure oviforme à noyau encore très lobé.
Fig. 94. Cellule avec sphère dédoublée.
Fig. 97. Multiplication des centrioles.
Fig. 88, 89, 91, 92. Gonies oviformes de Rana esculenta par la méthode de Benda. Dans la fig. 88 deux sphères. Figures de division des mitochondries.

FIG. 92. Même aspect des mitochondries.
FIG. 95. Cellule oviforme (par sa structure, mais non par sa forme) chez Bombinator. Méthode de Flemming. Aspect finement granuleux du cytoplasme.
FIG. 90, 96. Cellules oviformes de Bombinator, méthode de Benda. Aspect de division des mitochondries, apparition de petits grains non colorables par le krystalviolett.
FIG. 98. Division pluripolaire d'un spermatocyte géant chez Bombinator. *Chr*, dyade dont chaque composant est fissuré longitudinalement.
FIG. 99. Division irrégulière dans un spermatocyte de taille normale chez Bombinator.
FIG. 100. Division pluripolaire et irrégulière d'un spermatocyte de grenouille (Rana esculenta) pendant la prspermatogénèse.
FIG. 101. Dégénérescence d'un spermatocyte de grenouille verte (préspermatogénèse).
FIG. 102. Anaphase d'une mitose multipolaire et régulière dans un spermatocyte de Bombinator.
FIG. 103, 104, 105. Torsion dégénérative des spermatozoïdes de Bufo vulgaris (préspermatogénèse).
FIG. 106. Dégénérescence d'une spermatide jeune de Rana esculenta.
FIG. 107. Dégénérescence spiralée d'une spermatide de Bombinator.
FIG. 108. Même phénomène chez Rana temporaria.
FIG. 109. Mitose pluripolaire (sans doute à 5 pôles) et régulière chez Bombinator (spermatocyte I).
FIG. 110. Dégénérescence d'un spermatocyte de Bombinator.

PLANCHE VI

Spermatocytes divers.

FIG. 111 à 128. Spermatocytes de Salamandra maculosa. Fixation au liquide de Bouin. Coloration : Hématoxyline ferrique-Brésiline-vert lumière.
s sphère ; *l*, ligament intercellulaire ; *n*, nucléoles ; *p*, corps pyrénoïdes.
FIG. 111 à 122. Spermatocytes de 1er ordre.
FIG. 111. Après la télophase goniale.
FIG. 112. Début de l'orientation du réseau.
FIG. 113. Action de la sphère sur le noyau (bouquet leptotène).
FIG. 114. Début de l'apparition des chromosomes ?
FIG. 115. Spirème orienté (pachytène) et
FIG. 116. Strepsinema (torsion des chromosomes) complète.
FIG. 117. Figures de raccourcissement.
FIG. 118. Mise au fuseau (les chromosomes sont encore tordus, ce qui indique qu'ils continuent sans doute à se raccourcir).
FIG. 119. Aster vu obliquement. Chromosomes inégaux.
FIG. 120, 121. Asters vus de profil. Dédoublement d'un des pôles (120).
FIG. 122. Anaphase et division anaphasique.
FIG. 123 à 125. Télophases de la première division. Formation de la membrane et division des corps pyrénoïdes (en rouge brun la lame élastique moyenne).
FIG. 126. Prophase avancée d'un spermatocyte de IIe Ordre.
FIG. 127. Formation du fuseau. II,
FIG. 128. Métaphase de la deuxième mitose, disposition irrégulière des chromosomes.
FIG. 129 et 130. Métaphase de la première mitose chez Triton cristatus. Fixation au Bouin. Coloration hématoxyline ferrique. Irrégularité et torsion des chromosomes.
FIG 131 à 135 Spermatocytes I chez Bufo vulgaris. Fixation au Bouin, coloration : hématoxyline-ferrique-Bordeaux-vert-lumière.
FIG. 131. Début de la formation du filament. 132 filament épaissi.
FIG. 134, 135. Métaphase.
FIG. 133. Mise au fuseau. Dédoublement prophasique d'un des pôles.
FIG. 136 et 137. Prophase et métaphase des spermatocytes I chez Hyla arborea.
FIG 138 à 141. Chromosomes métaphasiques 138 et 139 chez Triton, 140 chez Bufo vulg., 141 chez Salamandra mac.

PLANCHE VII

Spermatogénèse chez le Bombinator.

Fixation au Bouin. Coloration hématoxyline ferrique-Brésiline-vert lumière. *n*, nucléole ; *cp*, corps pyrénoïde ; *acr*, acrosome antérieur ; *acrp*, acrosome postérieur ; *cc*, corpuscules centraux (*cca*, groupe antérieur ; *ccp*, groupe postérieur).
FIG. 142. Spermatocyte après la télophase de la dernière mitose somatique.
FIG. 143. Formation du filament et orientation vers le centre cellulaire.

Fig. 144. Filament épais.
Fig. 145. Dédoublement du filament.
Fig. 146. Filament tordu dédoublé, raccourci et désorienté.
Fig. 147. Mise au fuseau.
Fig. 148, 149, 150, 151. Métaphase de la première mitose de maturation.
Fig. 148. Chromosomes à peu près égaux. Division précoce du corps chromatoïde.
Fig. 149. Division du corps chromatoïde à la métaphase, chromosomes très inégaux.
Fig. 150. Chromosomes égaux. Le corps chromatoïde n'est pas encore divisé; l'un des chromosomes très court n'est pas à l'équateur.
Fig. 151. Chromosomes égaux. Division précoce du corps chromatoïde. Un des chromosomes n'est pas à l'équateur.
Fig. 152. Anaphase et division longitudinale anaphasique.
Fig. 153. Télophase.
Fig. 155. Spermatocyte II au repos.
Fig. 156. Spirème fin dans un spermatocyte II.
Fig. 157. Spirème plus épais.
Fig. 158. Début de la métaphase de la mitose II. (Le corps chromatoïde n'est pas divisé.)
Fig. 160. Métaphase de la mitose II. Division du corps pyrénoïde. Division des pôles du fuseau.
Fig. 159. Anaphase II. Figure de division anaphasique ?
Fig. 161. Télophase II.
Fig. 162. 163. Division des corpuscules centraux dans les spermatides.
Fig. 164. Début de la rotation du noyau.
Fig. 165. Rotation terminée. Début du bâtonnet intranucléaire.
Fig. 166, 167. Formation d'un acrosome antérieur. Bâtonnet intranucléaire.
Fig. 168. Dédoublement du filament principal.
Fig. 165, 166, 170. Bâtonnets intranucléaires en formation.
Fig. 171, 172, 173. Torsion du noyau. Formation de l'acrosome postérieur.
Fig. 172, 173. Homogénéisation du noyau.
Fig. 174. Spermatozoïde presque complètement formé avec résidu cytoplasmique vacuolaire.
Fig. 175. Coupe transversales de spermatide.

PLANCHE VIII

Mitochondries dans les cellules sexuelles. (Méthode d'Altmann.)

Fig. 176 à 200. Spermatogénèse du Bombinator.
Fig. 176 à 185. Gonies primitives.
Fig. 176. Formation du corps mitochondrial.
Fig. 177. Corps mitochondrial compact.
Fig. 178. Corps mitochondrial en croissant.
Fig. 179. Corps mitochondrial annulaire.
Fig. 180. Mitochondries en halos.
Fig. 181. Résolution du corps mitochondrial.
Fig. 182. Disposition des mitochondries à la prophase des gonies I.
Fig. 183. Aster ; gonie I.
Fig. 184. Anaphase de la mitose des gonies I.
Fig. 185. Deux gonies primitives après la télophase.
Fig. 186 et 187. Mitochondries dans les spermatogonies de IIe Ordre.
Fig. 186. Coupe d'une spermatogonie de IIe Ordre passant par le centrosome.
Fig. 188. Spermatocyte en prophase.
Fig. 189. Division spermatocytaire.
Fig. 190. Spermatide au début de son évolution.
Fig. 191 à 195. Vacuolisation du cytoplasme des spermatides.
Fig. 196 à 199. Les mitochondries redeviennent en partie granuleuses, une partie se groupent autour du filament axile, fig. 198, notamment.
Fig. 200. Coupe transversale d'une spermatide.
Fig. 201, 202. Spermatogonies primitives de Salamandre. Méthode d'Altmann.
Fig. 201. Maximum de polymorphisme. L'aspect des mitochondries correspond assez exactement à celui de la fig. 6 chez Bombinator.
Fig. 202. Minimum de polymorphisme. L'aspect des mitochondries est celui d'un début de formation du corps mitochondrial.
Fig. 203 à 209. Colorations vitales par le rouge neutre.

Fig. 203. Gonie primitive de Bombinator.
Fig. 207. Gonie primitive de Rana esculenta.
Fig. 205. Spermatocyte I de Rana esculenta.
Fig. 204 à 209. Spermatides de Bombinator.
Fig. 206 et 208. Spermatides de Grenouille.

PLANCHE IX

Spermatogénèse de l'Alytes.

(*Fixation au Bouin ou au formol phéniqué. Coloration hématoxyline ferrique-Congo-vert lumière*).

Fig. 210 à 219. Spermatocytes de Ier Ordre. (On notera les différences de coloration de la chromatine qui paraissent dépendre surtout de la masse.)
Fig. 210. Spermatocyte après la télophase de la dernière mitose somatique.
Fig. 211. Stade leptotène. (Production chromatique comparable à un chromosome accessoire.)
Fig. 212. Stade amphitène.
Fig. 213. Spirème orienté.
Fig. 214. Strepsinema.
Fig. 215 et 216. Raccoureissement des chromosomes.
Fig. 217, 218. Métaphase de la première mitose (aspects divers des chromosomes).
Fig. 219. Anaphase.
Fig. 220. Télophase de la première mitose.
Fig. 221 à 223. Spermatocytes de deuxième ordre.
Fig. 224 à 249. Spermatides.
Fig. 224 et 227. Début de l'évolution. Division des corpuscules centraux.
Fig. 225, 226. Rotation du noyau.
Fig. 229, 233. Déformations du noyau.
Fig. 234 à 240. Formation du bâtonnet axial.
Fig. 238, 241, 242. Torsion du noyau.
Fig. 244, 245. Spermatozoïdes formés.
Fig. 226, 247, 248. Coupes transversales de spermatides.

Sériation (1): Evolution des corpuscules centraux ; division en deux groupes, fig. 227 et 224.
Sériation des phénomènes dans le groupe postérieur : 224, 231, 230, 229, 232, 237, 238, 243, 241, 245.
Groupe antérieur de corpuscules centraux : 227, 224, 225, 226, 231, 232, 233, 234, 240, 238, 242 243, 245.

Bâtonnet axial, évolution : 238, 232, 233, 234, 235, 238, 241, 242, 245.
Coupes transversales fig. : 248, 245, 248.
Le groupe accessoire est représenté fig. 249, 229, 233.

PLANCHE X

Spermatogénèse chez Rana esculenta.

(*Fixation au Bouin. Coloration: hématoxyline au fer-vert lumière-Bordeaux*).

Les stades sont sériés d'une façon aussi précise que possible dans l'ordre des figures. Je n'ai pas sérié les cellules qui présentent des phénomènes non synchrones comme cela a été fait dans la planche précédente. La sériation très exacte pour les spermatocytes n'est donc pas pour les spermatides.

Fig. 250 à 263. Spermatocytes de premier ordre.
Fig. 260 à 263. Première mitose de maturation.
Fig. 264 et 265. Télophase de la première mitose.
Fig. 266 à 274. Spermatocytes de deuxième ordre.
Fig. 270 à 275. Deuxième mitose de maturation.
Fig. 276 à 290. Spermatides.

Noter la séparation des centrioles dès la télophase, dès la métaphase (fig. 275, 276), quelquefois dès l'anaphase (273) et même la prophase (272); en 273 on distingue celui qui donnera le groupe postérieur (périphérique) et celui qui donnera le groupe antérieur (juxtanucléaire).

Fig. 284, 285, 286 etc. Bâtonnet axial peu visible.
Fig. 288, 289, 290. Spermatozoïdes atypiques.

(1) J'indique ici l'ordre dans lequel il faut suivre chaque phénomène sur les figures, parce que les divers phénomènes ne sont pas synchrones.

PLANCHE XI

Spermiogénèse chez les Urodèles.
(Triton cristatus, T. palmatus, Salamandra maculosa).

FIG. 291 à 306. Salamandre.
FIG. 307 à 325. Tritons (palmatus et cristatus, les phénomènes sont identiques dans les deux espèces).
FIG. 291, 307, 308. Deuxième mitose de maturation.
Evolution du groupe postérieur. Sériation : FIG. 298, 299, 303, 302, 304, 305, 306, chez Salamandre.
FIG. 311, 312, 313, 317, 318, 319, 320, 322, 325, chez Triton.
Evolution du groupe antérieur : FIG. 311, 312, 317, 318, 319, 320, 321, 322, 323, 324, 325.
FIG. 327 à 329 formation de la pointe.
Le groupe accessoire est visible fig. 110, 312.
Le bâtonnet (spirostyle). FIG. 319, 320, 326, 321, 322, 323.
La torsion nucléaire fig. 321 à 325.
Noter la coloration du corpuscule proximal du groupe antérieur fig. 304, 322, 327, 328, etc.
Pour l'évolution après les stades des fig. 306-325 se reporter au travail de MEVES. Les phénomènes sont identiques à ceux qu'il a décrit.

PLANCHE XII

Eléments accessoires du testicule et voies efférentes.

FIG. 330 à 335. Evolution des cellules du cyste. Fixation Bouin. Coloration de Prenant.
FIG. 330. Cellules du cyste autour d'une gonie primitive, × 1500 environ.
FIG. 331. Cellules du cyste autour d'un cyste de spermatocytes, × 1000 environ.
c_1, cellule de paroi du cyste ; c_2, cellule des parois des cystes secondaires. × 1000.
FIG. 332. Modification de la cellule du cyste lors de la transformation des spermatides en spermatozoïdes. Elle devient une véritable cellule de Sertoli. × 1000.
FIG. 333, 334. Cellules du cyste jouant le rôle de cellules de Sertoli.
FIG. 335. Transformations au moment de l'excrétion des spermatozoïdes. Phagocytose des spermatozoïdes. × 1000.
FIG. 352. Tissu interstitiel chez Rana esculenta. Fin juillet. Fusées de cellules interstitielles.
FIG. 336 à 339. Evolution d'une cellule glandulaire du testicule d'un Urodèle. (Axolotl.) Coloration de Prenant, pour suivre la transformation des fibres collagènes.

Canaux excréteurs du testicule de l'Axolotl.
(Fixation au formol phéniqué, coloration de Prenant.)

FIG. 340 à 346. Cellules tapissant les voies efférentes intratesticulaires.
FIG. 348 à 357. Cellules tapissant les voies efférentes extratesticulaires.
FIG. 347. 353, 354. Transformation glandulaire de ces cellules au moment du passage des spermatozoïdes.
f, fouet central.
r, racines ciliaires.
cc, corpuscules centraux.
gr, granulations de sécrétion.
cu, cuticule.

PLANCHE XIII

Eléments accessoires du testicule et voies efférentes.

FIG. 358. Tissu glandulaire de Salamandre au moment qui suit l'expulsion des spermatozoïdes. Méthode de Benda. c_1, cellules du cyste ; c_2, cellules des cystes secondaires ; *cc*, cellules conjonctives.
FIG. 359 à 362. Evolution du tissu glandulaire endocrine chez la Salamandre. Stades successifs de l'élaboration des enclaves graisseuses.
FIG. 367. Passage de substances lipoïdes phosphorées de l'interstitielle dans le tube séminifère Rana temporaria ; juin.
FIG. 368. Canaux efférents intratesticulaires de Bombinator (méthode de Benda).
FIG. 369. Canaux efférents intratesticulaires de grenouille verte juin. (Méthode de Flemming).

ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE
Tome 52, page 305 à 341.
5 Juillet 1913

RECHERCHES SUR LA BIOLOGIE DE LA SARDINE

(*CLUPEA PILCHARDUS* WALB.)

I.

Premières remarques sur la croissance et l'âge des individus, principalement en Méditerranée

PAR

LOUIS FAGE

Docteur ès sciences, naturaliste du service scientifique des pêches
Laboratoire Arago, Banyuls-sur-Mer.

SOMMAIRE :

Pages
Avant-propos 305
Mode de croissance 309
Première période de croissance active 310
Périodes ultérieures de croissance 316
Quelques anomalies 321
Influence de la température et de la reproduction sur la croissance 323
Rapport entre l'âge et la taille des individus. — Conclusions 327
Index bibliographique 333
Appendice : données numériques 335

AVANT-PROPOS

Il semble impossible aujourd'hui d'aborder l'étude de la biologie des Poissons, et principalement de leurs variations et de leurs déplacements, sans posséder au préalable une connaissance précise du mode de croissance et de l'âge des individus soumis à ces recherches.

D'une part, en effet, la définition des races ou des variétés qu'une espèce peut présenter repose sur la constatation de caractères que seule la comparaison de nombreux individus peut mettre en évidence. Il importe

donc, si l'on veut diminuer les causes d'erreur, de s'assurer qu'on est en présence d'exemplaires parvenus à un même point de leur évolution et que les différences constatées ne sont pas directement ou indirectement le résultat des différences d'âge existant entre les individus comparés.

D'autre part, il est bien évident qu'une même espèce offre des caractéristiques biologiques particulières à chaque période de son évolution. La manière d'être, les exigences des alevins, des jeunes sont tout autres que celles des adultes, et ceux-ci se comporteront différemment suivant, par exemple, qu'ils seront sur le point d'émettre pour la première fois leurs produits sexuels ou qu'ils se disposeront à accomplir leur deuxième ou leur troisième ponte. Et l'on comprend que pour des espèces aussi délicates que le sont les Clupéidés, chez lesquelles, il est impossible de *marquer* les individus, il est de toute nécessité, pour suivre les déplacements que ceux-ci entreprennent, de pouvoir reconnaître dans les captures ceux qui, provenant d'une même période de ponte, ont approximativement le même âge. Non seulement ce classement permet de mettre de l'ordre dans la complexité des problèmes à résoudre en sériant les difficultés que ces derniers soulèvent, mais il permet aussi de surveiller avec profit le rendement de la pêche en déterminant pour chaque campagne, dans quelles proportions sont représentés les individus provenant des pontes de telle ou telle année.

C'est pourquoi il n'y a pas lieu de s'étonner de l'importance prise en ces derniers temps, surtout dans la biologie marine, par la détermination de l'âge et de la croissance des Poissons. Les travaux sur ce sujet se succèdent nombreux et déjà les *Pleuronectidæ*, les *Gadidæ*, les *Clupeidæ*, les *Engraulidæ*, les *Salmonidæ*, les *Cyprinidæ*, les *Anguillidæ* ont été étudiés à ce point de vue. Il est juste de remarquer que le nombre de ces travaux s'est principalement accru le jour où a été trouvée la méthode commode et précise qui permet de se servir de la structure des pièces squelettiques, des otolithes et des écailles pour calculer l'âge des Poissons et suivre leur croissance.

Avant cette époque relativement récente — la première application de cette méthode n'a été faite qu'en **1899** par Hoffbauer — il fallait se contenter, pour apprécier le degré de développement auquel les sujets examinés étaient arrivés, de leur simple mensuration. Groupant par rang de tailles tous les individus capturés on peut, en effet, sous certaines conditions, rechercher la valeur des moyennes correspondant aux différentes générations. Ce procédé est parfois susceptible de donner d'excel-

lents résultats (cf. C. G. John Petersen 1892), mais il est bon de préciser dans chaque cas particulier les limites de son emploi. En ce qui concerne la Sardine, les indications qu'on en peut tirer sont généralement suffisantes dans les stades jeunes, quand les individus se développent activement, et Marion (1890) est parvenu avec ce seul guide à tracer un tableau d'allure très vraisemblable de la croissance de cette Clupe pendant sa première année. Mais dès que ces stades jeunes sont franchis la croissance devient beaucoup plus lente et irrégulière au point que des échantillons ayant sensiblement les mêmes dimensions sont souvent d'âges très différents. Il est alors nécessaire de recourir à un autre critérium qui nous est heureusement fourni par la structure des pièces squelettiques.

Cette seconde méthode a été utilisée si fréquemment par les auteurs modernes qu'il semble inutile de revenir sur ses principes et sur son application. Il suffira de rappeler qu'elle repose sur le fait démontré que la structure concentrique de certaines parties du squelette, des otolithes, des écailles, traduit la marche de la croissance de l'individu. Celle-ci se faisant d'une façon discontinue : un arrêt de croissance ou une période de croissance ralentie succédant à une période de croissance active, il s'en suit que sur les vertèbres, sur les otolithes, sur les écailles, on constate la présence de zones concentriques alternativement larges et étroites, opaques et transparentes, d'autant plus nombreuses qu'on a affaire à des individus plus âgés.

L'extension de cette méthode à la famille des Clupéidés a déjà donné des résultats fort intéressants. Jenkins (1902), en s'appuyant uniquement sur l'examen des otolithes a pu déterminer l'âge d'une série de Clupes se rapportant aux genres *Clupea* et *Alosa*. C'est principalement sur l'examen des écailles que sont basés les beaux travaux de Hj. Broch (1908), Kn. Dahl (1907), G. Schneider (1910), J. Hjort (1909-1913) et de E. Lea (1910-1911) relatifs au Hareng. Grâce à eux, non seulement la croissance de cette espèce nous est connue en détail, mais la technique employée s'est peu à peu perfectionnée au point que Hjort pouvait écrire en 1910 : « La croissance des écailles est si étroitement liée à celle de l'individu qu'il est possible, par de simples mensurations des zones de croissance, de retracer avec une réelle exactitude l'histoire de la croissance de celui-ci. »

C'est cette méthode — que Osc. Sund (1911) a également employée avec succès pour l'étudu de Sprat, et qui nous a permis récemment (1911) d'établir le cycle évolutif de l'Anchois — dont il

nous a paru opportun d'essayer l'application à l'étude de la Sardine.

A vrai dire, nous sommes précédés dans cette voie, d'abord par Jenkins qui, dans le mémoire auquel il est fait allusion plus haut (**1902**), a examiné les otolithes d'une vingtaine de Sardines provenant de la côte S. W. d'Angleterre. Mais tous les échantillons que cet auteur a eus à sa disposition, et qui mesuraient de 20 à 24 centimètres de longueur, étant âgés de quatre ans, aucun tableau de croissance n'a pu être dressé faute du matériel indispensable.

A. Steuer (**1908**) a bien également observé sur les écailles et les otolithes de Sardines prises dans l'Adriatique des zones d'accroissement qu'il croit pouvoir être utilisées pour la détermination de l'âge de cette espèce, mais là se bornent ses investigations.

Enfin, tout récemment, Hjort (**1913**) dans sa brochure intitulée « Den Franske Industris Kamp mot de Norske Sardiner » consacre un chapitre à l'étude de la croissance de la Sardine océanique. Les faits très intéressants que nous révèle ce travail seront discutés au cours de cette note ; il nous suffira d'indiquer ici que la méthode employée par Hjort est exactement celle que nous avons suivie et qui nous avait déjà fourni les quelques résultats communiqués au mois d'août **1912** au Congrès de l'Association Française pour l'avancement des sciences tenu à Nîmes. Les indications que nous fournit le savant directeur des pêcheries de Norvège sont d'autant plus précieuses qu'elles viennent heureusement compléter les faibles données que nous avions recueillies sur la Sardine océanique, et nous permettent de comparer sa croissance à celle de la Sardine méditerranéenne.

Nos recherches — qui seront ultérieurement complétées — n'ont en effet porté actuellement que sur la Sardine qui fréquente le Golfe du Lion et la Mer de Nice, c'est-à-dire la partie du littoral méditerranéen exploité par nos pêcheurs métropolitains. Et encore, devons-nous ajouter qu'étant donné le nombre encore relativement restreint des observations effectuées, nos conclusions doivent, peut-être, être considérées seulement comme provisoires. Il suffit, pour voir la prudence dont il est utile de ne point se départir en pareille matière, de jeter un coup d'œil sur les travaux du laboratoire de Bergen où les statistiques portant sur des milliers de Harengs sont sans cesse multipliées avant qu'en soient dégagés les faits biologiques qu'elles sont destinées à mettre en évidence. De semblables enquêtes demandent une organisation et des collaborations qui nous font défaut.

Sans doute, notre intention est de poursuivre les recherches dont on trouvera ici un premier exposé, mais il nous a semblé qu'avec le matériel dont nous disposions dès à présent, il nous était possible de tracer le tableau assez exact de la croissance de la Sardine dans les parages qui viennent d'être indiqués, et, au moins, d'attirer l'attention sur l'importance des problèmes qui se posent naturellement comme conclusion à une pareille étude.

MODE DE CROISSANCE

Quand on examine les écailles d'une Sardine adulte on constate que les stries d'accroissement régulières et concentriques, bien visibles sur la partie antérieure, sont interrompues par plusieurs zones claires, étroites et non striées. Cette structure, analogue à celle qu'on trouve chez les autres Clupéidés, indique que la croissance est discontinue et se fait en plusieurs périodes, entre lesquelles se place un temps de repos. Les recherches entreprises sur le Hareng, sur le Sprat, ont montré que la période de repos coïncide avec la mauvaise saison et se traduit chaque année par la formation sur les écailles de cette mince zone claire que les auteurs de langue anglaise nomment pour cette raison *winter-ring*. Il en est de même pour la Sardine, et le nombre de ces anneaux comptés sur les écailles donne le nombre d'hivers subis par l'individu examiné.

De semblables indications nous sont fournies par les otolithes dont les larges zones d'été, vues en lumière réfléchie, apparaissent d'un blanc opaque, tandis que les zones hivernales leur forment une bordure étroite et sombre.

Mais pour évaluer avec ces données l'âge d'un individu, il ne suffit pas de prouver que l'intervalle compris, sur les écailles ou les otolithes, entre deux zones hivernales représente bien la croissance active d'une année, il faut avant tout pouvoir calculer la durée de la période initiale de croissance. Or, celle-ci, s'étendant depuis le moment où les alevins éclosent jusqu'à celui où ils deviennent pour la première fois sensibles à l'action de l'hiver, on comprend qu'elle peut être d'une durée quelconque, inférieure, égale ou même supérieure à une année, suivant que l'époque de ponte est plus ou moins rapprochée de la date d'apparition du premier arrêt de croissance.

Nous allons donc étudier séparément la durée de la période de croissance active au cours de la première année et au cours des années suivantes.

Première période de croissance

Les jeunes Sardines, au moment de leur migration vers la côte, se pêchent abondamment sur le littéral de Provence à l'aide de sennes d'un genre particulier appelées *bourgins* et *issaugues*. Les mailles de ces filets permettent de retenir même les plus jeunes individus, qui constituent la majorité de la *poutine* qu'on vend communément sur les marchés de Marseille et de Nice. Les renseignements que nous a fournis l'examen du

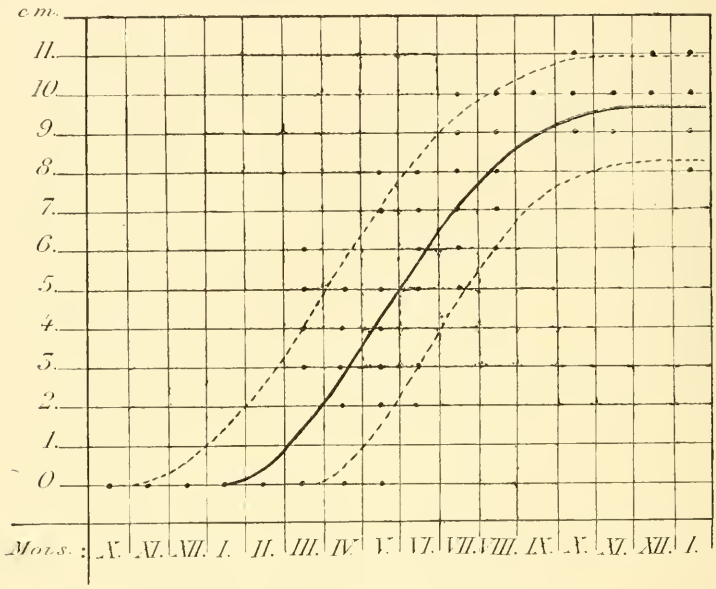


Fig. 1. Courbes de croissance pendant la première année.

résultat de ces pêches faites à différentes époques, auxquels nous avons joints ceux, très importants, recueillis par Marion (**1889-1894**), nous ont permis de dresser le tableau de la croissance de la Sardine pendant sa première année. Dans ce tableau (fig. 1) la taille des individus est indiquée en ordonnées et l'époque de leur capture en abcisses. En regard du 0 se trouve notée la durée de la ponte déduite de la présence des œufs dans le plankton ou de l'état de maturité sexuelle des reproducteurs.

On remarquera tout d'abord la longue durée de cette période de ponte, à laquelle cependant nous assignons peut-être des limites encore trop étroites. En effet, si nous n'avons pas réussi à prendre les œufs de Sardine dans le plankton avant le 3 octobre, il convient de rappeler que Holt (**1899**) a signalé un œuf qu'il attribue à cette espèce dans une pêche

de surface faite à Marseille le 10 septembre. Au surplus, l'existence de pontes aussi précoces est rendue très vraisemblable par la capture d'alevins ayant déjà 6 cm. en mars. D'autre part, les pontes, pas trop rares encore au mois de mai, laissent supposer que quelques œufs tardifs peuvent aussi se rencontrer le mois suivant.

En définitive, la Sardine pondrait donc dans le Golfe du Lion en automne, en hiver et au printemps. Dans le tableau figuré ci-dessus, nous avons donné les courbes de croissance des individus provenant de pontes émises à ces diverses saisons. Les uns et les autres franchissent très rapidement les premiers stades de leur développement et conservent pendant tout l'été cette même vitesse de croissance. Mais, et ceci se lit parfaitement sur la figure 1, dès le mois d'octobre cette croissance se ralentit, les courbes, sans cesser d'être parallèles, tendent à devenir horizontales ; nous entrons dans la première période de repos. Les écailles (fig. 2) et les otolithes (fig. 3) des individus capturés à ce moment sont d'une seule venue ; la zone hivernale qui commence à se former ne sera nettement visible que plus tard quand s'effectuera une pousse nouvelle.

FIG. 2. Ecaille d'un individu âgé d'un an pris au mois de décembre, et mesurant 10 ‰ de longueur, × 6.

FIG. 3. Otolithe du même individu, × 17.

On constate donc que la première période de croissance active, qui est maintenant achevée, ne coïncide avec la fin de la première année d'existence que pour les individus issus des pontes d'automne ; elle représente pour les autres 9 à 10 mois ou 6 à 8 mois selon qu'ils proviennent de pontes d'hiver ou de printemps. Et, comme la reprise de croissance ne se manifeste guère, ainsi qu'on le verra, avant le mois de mars, il en résulte que, pour accomplir en entier son premier cycle de croissance qui comprend une période active et une période de repos, la Sardine peut mettre selon les circonstances de la ponte un an à peine ou un an et demi et atteindre alors une taille variant au moins de 8 à 11 centimètres.

Ce fait est important, non pas seulement parce que la connaissance précise de la croissance de première année doit nous servir de base pour évaluer l'âge des individus plus vieux, mais aussi parce qu'il permet

de distinguer parmi ces derniers, et d'après le seul examen de leurs écailles, ceux qui proviennent des pontes de printemps ou d'automne.

E. Lea (**1910**) a démontré que chez le Hareng la croissance de l'écaille est proportionnelle à celle de l'individu, et qu'il est possible de calculer la taille de celui-ci à un moment donné par la mesuration des zones d'accroissement. Si nous appelons V la longueur de l'écaille mesurée depuis la ligne basilaire $a\ b$ (fig. 4) jusqu'au sommet o, et respectivement v^1 et v^2 les dimensions qu'avait l'écaille au moment de la formation de la première et de la deuxième zones hivernales, connaissant la longueur totale L de l'individu examiné, les tailles approximatives l^1, l^2 qu'avait celui-ci au moment où son écaille mesurait v^1, v^2 nous seront données par les formules : $l^1 = L\frac{v^1}{V}$, $l^2 = \frac{v^2}{V}$, etc. On trouvera dans la brochure citée plus haut le procédé que l'auteur conseille pour solutionner rapidement ces équations.

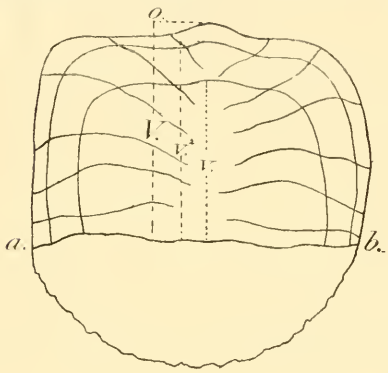


Fig. 4.

Ces formules ont été appliquées à l'étude de la croissance du Sprat par Osc. Sund (**1911**) ; elles ont été également reconnues valables pour les Salmonides par Knut Dahl (**1911**), Ph. Esdaile (**1913**) ; et Hjort (**1913**) s'en est aussi servi pour analyser les lots de Sardines qu'il a eues à sa disposition. C'est la méthode que nous avons employée pour dresser les tableaux qui figurent à la fin de cette note. Mais il ne faut pas oublier que les longueurs obtenues ne peuvent être qu'assez approximatives, étant donné les variations observées dans la valeur du rapport $\frac{l}{V}$ qui théoriquement ne devraient pas exister. Pour les exemplaires mesurant de 10 à 17 centimètres de longueur ces variations ne sont que de quelques unités (39-43), mais pour les individus plus jeunes ou beaucoup plus âgés la valeur du rapport augmente ou diminue respectivement dans de notables proportions. Ces réserves étant faites, et celles qu'imposent aussi les récentes recherches de R. M. Lee (**1912**) sur lesquelles nous reviendrons, il nous a paru qu'en opérant toujours avec des écailles prises sur les flancs de l'animal, à l'aplomb de la nageoire dorsale, les chiffres deviennent comparables et conduisent à des observations très instructives.

Or un des faits les plus frappants que l'emploi de cette méthode met nettement en évidence est précisément la variation de la valeur de l^1, c'est-à-dire de la taille de l'individu au moment de la formation de sa première zone hivernale.

La courbe reproduite dans la figure 5 montre l'étendue de cette variation dans un lot de 53 Sardines prises dans le même coup de filet à Nice au mois de décembre 1912, et dont les écailles montrent la trace de un, deux ou trois hivers. Etant donné ce que nous a appris la mensuration des individus au cours de leur première période de croissance (fig. 1), on peut admettre que ceux dont la valeur de l^1 s'inscrit ici sur la partie ascendante de la courbe proviennent de pontes de printemps, tandis que ceux dont cette valeur s'inscrit sur la partie descendante proviennent de pontes d'automne.

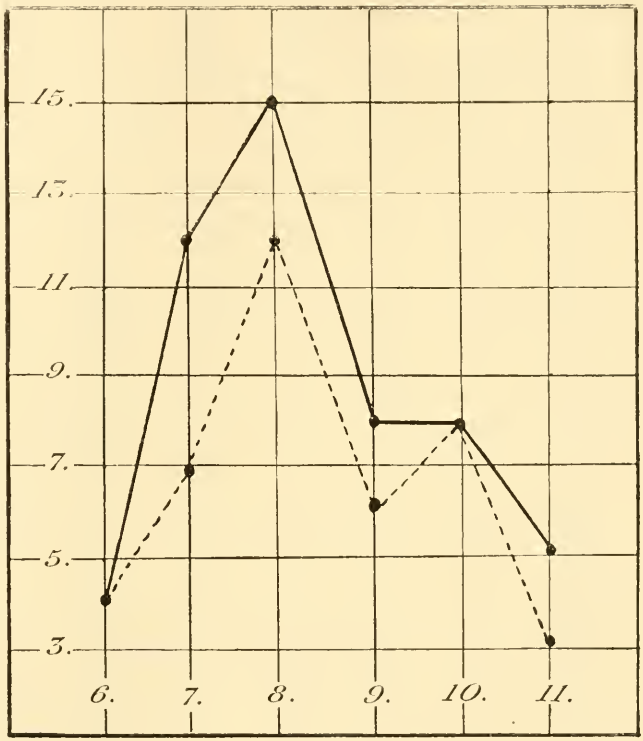


FIG. 5. Variation de la valeur de l^1 ——— = 53 individus d'âges différents ..... = 47 indivdius provenant des pontes de 1910. Le nombre d'individus est indiqué en ordonnées et la valeur de l^1 en abcisses.

Il est facile de se rendre compte que l'ampleur de cette courbe, bien que tracée d'après l'examen d'individus d'âges différents, n'est pas due à ce que R. M. Lee appelle *the phenomene of apparent change in growth rate*, c'est-à-dire au fait que plus les individus sont âgés plus faible apparaît la valeur de l^1. La figure 6, où la courbe est établie à l'aide de plus nombreux échantillons se trouvant tous dans leur troisième période de

croissance, le montre nettement. Par contre, il est clair que ce phénomène peut affecter la position du sommet de la courbe qui indiquera un chiffre d'autant plus faible que les individus sont plus âgés.

Or, si nous comparons (fig. 5) dans le lot précédemment examiné les individus provenant des pontes du printemps de 1910 et ceux prove-

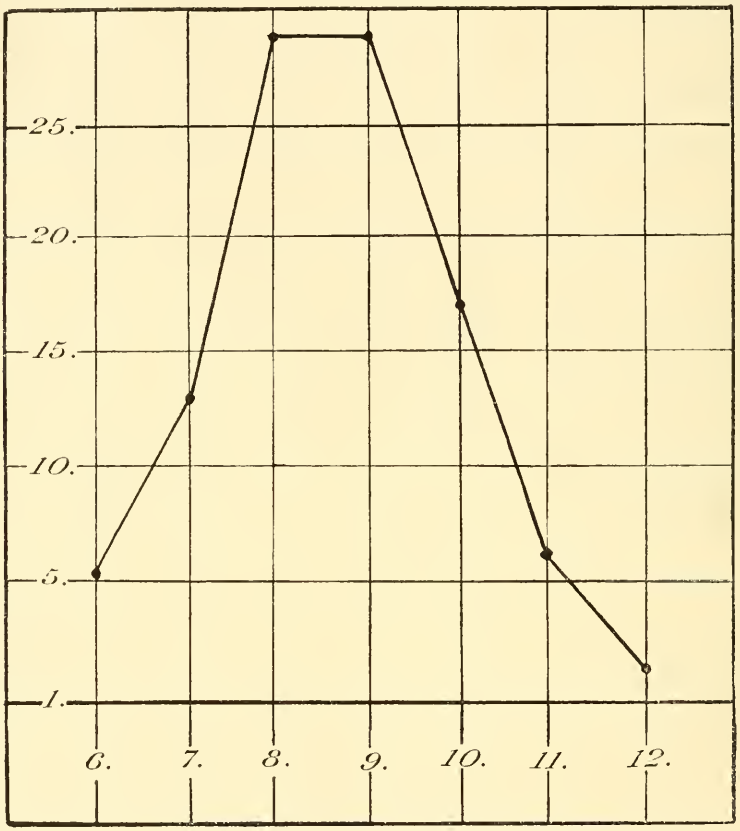


Fig. 6. Variation de la valeur de l' pour 100 individus se trouvant dans leur troisième période de croissance.

nant des pontes de l'automne de la même année, nous trouvons dans leurs écailles des différences notables. Les premiers (fig. 7) ont déjà subi l'action de deux hivers : ceux de 1910 et de 1911, et ont terminé leur troisième période de croissance, les autres au contraire (fig. 8), issus d'œufs pondus pendant la mauvaise saison de 1910 n'ont été arrêtés dans leur croissance que par l'hiver suivant, c'est-à-dire en 1911, alors qu'ils avaient déjà un an. On arrive ainsi à distinguer des individus qui peuvent n'avoir entre eux que quelques mois de différence, juste l'intervalle qui

sépare la fin d'une saison de ponte du commencement de la saison suivante. Et il est intéressant de pouvoir le faire, car ces individus, bien que

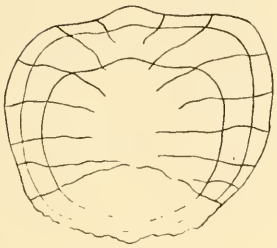


Fig. 7. Ecaille d'un individu âgé de 3 ans provenant des pontes tardives de 1909-1910. × 6,5.

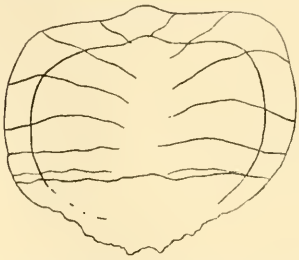


Fig. 8. Ecaille d'un individu âgé de 2 ans ½ provenant des pontes précoces de 1910-1911. × 6.5

se rapportant à des périodes de pontes différentes (1909-1910 pour les premiers, 1910-1911 pour les seconds dans le cas cité), paraissent se comporter désormais au point de vue biologique de la même façon. Ils ont sensiblement la même taille, se trouvent constamment associés dans les captures, ont leurs produits sexuels mûrs en même temps.

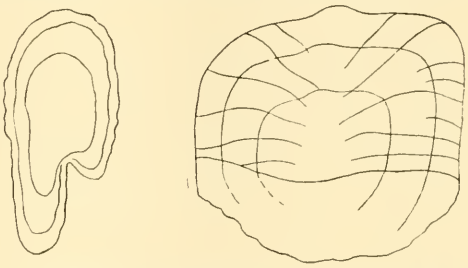


Fig. 9. Ecaille (× 4) et otolithe (× 11) d'un individu âgé de 3 ans pris à Concarneau.

Ces considérations ne semblent pas devoir s'appliquer seulement à la Sardine de la Méditerranée, mais pourraient bien être également valables pour la Sardine océanique. Nous avons en tout cas observé dans deux lots de Sardines, malheureusement peu nombreux (12 et 15 individus), pris à Concarneau, la même inégalité dans la durée de la période initiale de croissance ; inégalité qui se lit aussi facilement sur les écailles que sur les otolithes (fig. 9 et 10).

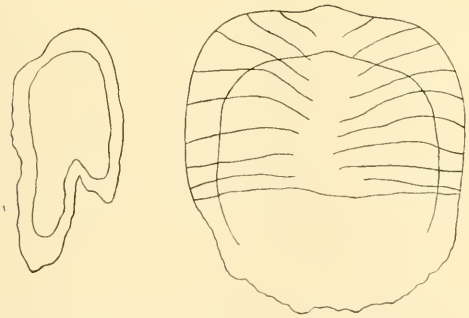


Fig. 10. Ecaille (× 4) et otolithe (× 11) d'un individu âgé de 2 ans ½, pris à Concarneau.

Au surplus, nous avions été conduit aux mêmes conclusions en étudiant la croissance de l'Anchois. « L'influence du premier hiver, disions-nous (**1911**) ne se fait sentir que si l'Anchois a franchi, au cours de l'année

qui précède, une partie déjà importante de son développement. Tel est le cas des individus issus des pontes du printemps et de la plus grande partie de l'été. Il est essentiel de tenir compte de ce fait si l'on veut déterminer l'âge des Anchois d'après l'examen de leurs écailles. Aussi bien il est facile, la plupart du temps, de reconnaître au moyen des écailles les individus de même âge, dont les uns portent la trace de deux hivers et les autres d'un seul. En effet, chez les premiers, la première période de croissance s'étend seulement pendant la belle saison ; elle est interrompue par un hiver avant la fin de la première année. Chez ceux au contraire qui naissent en septembre par exemple, la première période de croissance continue s'étendra jusqu'en octobre de l'année suivante ; ils auront donc un an au moins quand apparaîtra la première zone hivernale. Il s'en suit que la zone initiale de croissance des premiers individus considérés sera plus étroite que la même zone chez les autres individus ».

Il en est de même pour tous les Clupéidés dont la période de ponte est assez étendue. Il ne faut sans doute pas interpréter autrement les inégalités de tailles que Os. Sund (**1911**) signale chez le Sprat au moment où celui-ci a terminé son premier cycle de croissance. Et pour le Hareng dont la ponte est discontinue, il semble bien que l'opinion émise pour la première fois par Kn. Dahl (**1907**) puis par Broch (**1908**), mais que laissait prévoir le travail antérieur de Fulton (**1906**), opinion d'après laquelle la croissance et les écailles des Harengs d'automne sont différentes de celles des Harengs de printemps, soit sur le point de prévaloir (cf. E. Lea **1910**, p. 23).

Périodes ultérieures de croissance

Après avoir étudié la durée de la période initiale de croissance active et en avoir montré les variations que la longueur de la saison de ponte permet d'expliquer, il nous faut établir maintenant la durée des périodes ultérieures de croissance et fixer l'époque à laquelle celles-ci se manifestent Pour cela il n'est pas d'autre méthode que celle qui consiste à comparer à différentes époques de l'année la croissance de sardines provenant de mêmes pontes.

Examinons d'abord un lot de sept individus âgés de 4 ans, pris au mois de novembre 1911. Les chiffres moyens de ce lot calculé d'après la formule $l = L \frac{v}{V}$ sont :

L	l^1	l^2	l^3
14.6	7.4	10.9	13.6

si nous appelons t^1, t^2, t^3, t^4, la longueur de chaque période de croissance

(t^1 égalant l^1, $t^2 = l^2 - l^1$, $t^3 = l^3 - l^2$, $t^4 = L - l^3$) nous aurons les chiffres suivants :

t^1	t^2	t^3	t^4
7.4	3.5	2.7	1.0

qui indiquent en centimètres l'accroissement en longueur pendant les années 1908, 1909, 1910 et 1911.

Un lot de 12 individus comparables, capturés en février 1912, c'est-à-dire environ quatre mois après nous donne pour les mêmes périodes les chiffres suivants :

t^1	t^2	t^3	t^4
7.4	4.3	2.4	1.1

On voit que de novembre 1911 à février 1912, non seulement aucune

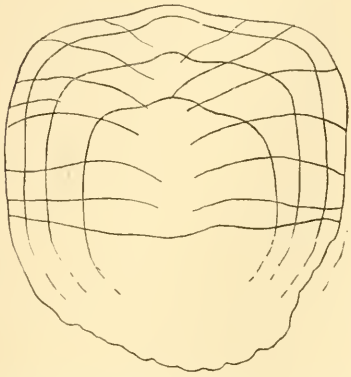


FIG. 11. Ecaille d'un individu âgé de 4 ans pris au mois de novembre 1911. × 6,5.

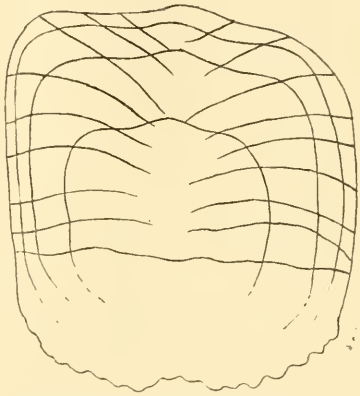


FIG. 12. Ecaille d'un individu âgé de 4 ans et 3 mois pris en février 1912. × 6,5.

nouvelle pousse ne s'est manifestée, mais que la valeur de t^4 est elle-même restée à peu près sans changement. La croissance des individus est donc restée stationnaire pendant ces mois d'hiver. Leurs écailles (fig. 11 et 12) montrent que la dernière zone hivernale est demeurée à la même distance de la périphérie.

Nous arrivons aux mêmes conclusions en comparant des individus provenant des pontes précoces ou tardives de la saison suivante (1908-1909). Leurs écailles (fig. 13 et 14) nous les montrent au mois de novembre 1911 avec les caractéristiques suivantes :

	1909 t^1	1910 t^2	1911 t^3	
	9.8	3.5	1.4	pour les premiers,
et :	7.3	4.4	2.1	pour les seconds.
Au mois de février 1912, ils ont encore :	9.9	3.4	1.3	
et :	8.0	5.1	2.0	

La période qui s'étend du mois de novembre au mois de février a été pour eux aussi une période de repos.

Au contraire, l'examen des écailles des individus capturés au premier printemps nous révèle que la période de repos est terminée et qu'un nouvel accroissement est commencé. Déjà, au mois de mars, celui-ci est visible chez quelques-uns, à vrai dire peu nombreux. Dans un lot de 98 indi-

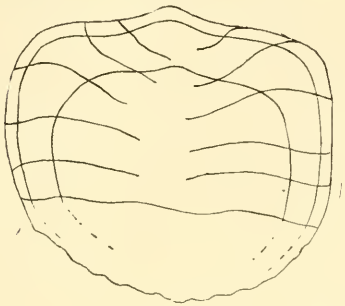


Fig. 13. Ecaille d'un individu âgé de 2 ans ½ pris au mois de novembre 1911. × 6,5.

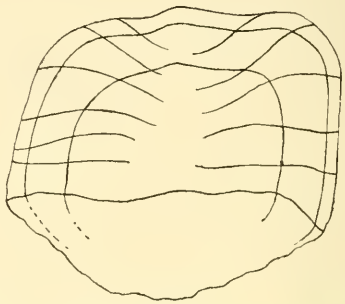


Fig. 14. Ecaille d'un individu âgé de 2 ans et 9 mois pris en février 1912. × 6,5.

vidus pris à cette époque en 1913 onze seulement sont dans ce cas et montrent une croissance nouvelle de 3 à 5 millimètres. Le tableau I donne les moyennes obtenues d'après l'analyse de cette capture particulièrement instructive, car on y voit la nouvelle croissance se manifester pour

TABLEAU I

Nombre d'individus	1909	1910	1911	1912	1913	Pontes de
	t^1	t^2	t^3	t^4	t^5	
6	9.8	3.1	1.1	0.7		1908
38	7.9	3.6	2.0	1.0		↓
2	7.9	3.9	1.5	0.8	0.5	1909
		t^1	t^2	t^3	t^4	Pontes de
16		10.4	3.1	1.1		1909
4		9.5	2.9	1.9	0.3	↓
25		8.8	4.0	1.4		
5		7.8	4.1	2.0	0.3	1910
			t^1	t^2	t^3	Pontes de
2			10.4	2.8		1910-1911

des individus d'âges très différents (dans ce tableau les pousses nouvelles sont indiquées en caractères gras).

Enfin, on peut retrouver dans les diverses captures de 1912 la trace des individus qui en novembre 1911 avaient achevé leur troisième période de croissance, et suivre leur développement pendant la quatrième année que résume le tableau II.

Au mois d'avril, ils montrent une pousse nouvelle de 3 mm. visible sur les écailles (fig. 15), à partir de cette date la croissance augmente ra-

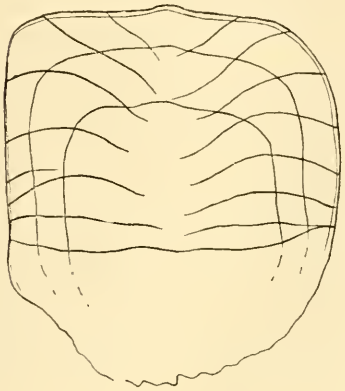


Fig. 15. Début de la troisième période de croissance au mois d'avril. × 6,5.

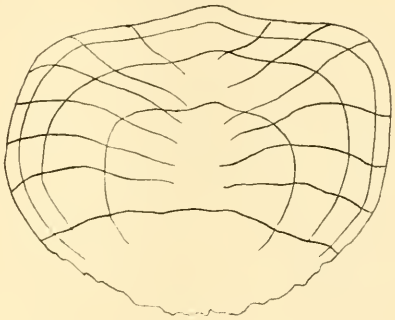


Fig. 16. La troisième période de croissance au mois de juillet. × 6,5.

pidement, dans les limites toutefois compatibles avec l'âge des individus, et en juillet (fig. 16) cette pousse a atteint 9 mm. Enfin en septembre (fig. 17) elle semble bien près d'être terminée à 1 cm. ce qui représente en effet l'augmentation moyenne de la taille de la sardine pendant sa quatrième année.

En résumé, on constate donc que la période de croissance active, qui peut débuter quelquefois dès le mois de mars, se continue tout au plus jusqu'au mois de novembre, époque à partir de laquelle la taille des individus reste pour ainsi dire stationnaire jusqu'au printemps suivant.

TABLEAU II

Nombre d'individus	1909	1910	1911	1912	Date de capture
7	7.5	3.9	2.5	**0.3**	Avril
6	7.9	4.2	2.8	**0.9**	Juillet
4	7.5	4.0	2.0	**1.0**	Septembre

Il nous est actuellement impossible, faute de documents, d'étendre avec certitude ces conclusions à la Sardine de l'Océan. La seule constatation que nous ayons pu faire à ce sujet est celle-ci : sur 12 individus, pris en avril à Concarneau, 7 paraissent avoir complètement terminé leur deuxième période de croissance, 3 paraissent avoir également achevé leur troisième période de croissance et deux exemplaires montrent déjà une pousse nouvelle de troisième année atteignant environ 3 mm. Il reste donc, malgré tout, probable que le premier printemps marque là aussi la fin de la période de repos.

L'examen des écailles nous renseigne seulement sur l'augmentation en longueur des individus, il serait également intéressant de savoir dans quelle mesure leur teneur en graisse se modifie suivant les saisons. Faute d'une aide indispensable nous n'avons pu faire encore, comme l'ont fait Osc. Sund pour le Sprat, E. Lea pour le Hareng, le calcul du pourcentage des réserves graisseuses qu'on trouve dans la sardine aux différentes époques de l'année ; mais le simple examen des individus nous a révélé les faits suivants.

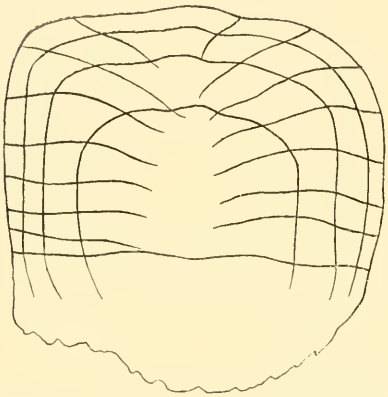


Fig. 17. La troisième période de croissance au mois de septembre. × 6,5.

De même que chez les autres Clupéidés nous n'avons constaté aucun engraissement notable au cours de la première année ; l'animal poussant activement paraît utiliser toutes ses ressources à une augmentation rapide de sa taille. Pour le Sprat et aussi, d'après Hjort (**1913**), pour la Sardine de l'Océan la première accumulation de réserves graisseuses se produit pendant l'été de la seconde année. En Méditerranée nous n'avons pas réussi à capturer la Sardine à ce stade que Hjort appelle *Isterstadium* et qui devrait se manifester avant l'apparition de la première maturité sexuelle. De telles Sardines échappent aux filets dérivants ; ce sont elles sans doute que Marion (**1890**) a capturées en septembre au moyen des *issaugues* des pêcheurs provençaux, à une taille de 12 à 13 cm. et qu'il trouve « plus lourdes et mieux nourries », mais qu'il considère à tort, croyons-nous, comme âgées seulement d'un an.

Par contre, dès que les individus ont accompli leur première ponte, c'est-à-dire, quand ils ont dépassé l'âge de deux ans et demi à trois ans, on constate qu'ils sont sujets à un engraissement périodique et annuel. Celui-ci débute à la fin du mois d'avril ou au commencement de mai et paraît atteindre son maximum en juillet-août, époque à laquelle la cavité générale est envahie par l'abondance du tissu graisseux. En septembre, ces réserves diminuent sensiblement et ne sont plus visibles chez les individus capturés pendant l'hiver. On peut donc conclure que, au moins pour les adultes, la période de croissance active correspond à une période d'engraissement et que la période de repos est précisément celle pendant laquelle les réserves graisseuses sont consommées.

Quelques anomalies

On comprend qu'un tel changement dans la manière d'être des individus laisse sa trace sur les écailles. Mais, pouvons-nous admettre que tous les individus, quels que soient leur âge et leur état, soient astreints à parcourir chaque année ce même cycle de croissance et dans le même temps ? Nos recherches sont en ce moment manifestement insuffisantes pour l'établir, mais elles permettent de considérer le mode de croissance décrit ci-dessus, comme s'appliquant au moins à la généralité des cas. Les écailles dont la structure ne semble pas rendre compte de cette succession régulière et annuelle d'une période de croissance active et d'une période de repos paraissent seulement révéler des troubles individuels de croissance, toujours exceptionnels, et qui se retrouverait certainement en aussi grand nombre dans n'importe quelle espèce si l'on savait les déceler.

Dans ses études sur le Hareng G. Schneider (1910) a attiré l'attention sur ces anomalies ; nous les signalons à notre tour chez la Sardine, non point qu'il faille leur attribuer autrement d'importance, mais uniquement pour montrer dans quels cas la détermination de l'âge de certains individus au moyen des écailles devient difficile et demeure douteuse.

La figure 18 montre que parfois l'anneau hivernal peut se dédoubler ; simple sur les bords on le voit se diviser au sommet de l'écaille limitant entre ses deux branches un espace occupé par quelques stries régulières de croissance. Quand cette anomalie affecte pour la même zone toutes les écailles d'un individu, il faut admettre probablement qu'un brusque et très court accroissement s'est produit pendant une période de repos.

Cette explication est rendue très vraisemblable par l'observation que nous permettent de faire les écailles d'un individu capturé en janvier. Bien qu'à cette époque cet exemplaire devrait se trouver normalement en pleine période de repos, on note sur ses écailles (fig. 19), mais seulement à leur sommet, des stries de croissance toutes nouvelles. Quand cette croissance anormale sera terminée et que sera formée une nouvelle zone intéressant toute la périphérie de l'écaille, le quatrième anneau hivernal apparaîtra dédoublé en partie, comme est celui du deuxième hiver dans la figure 18.

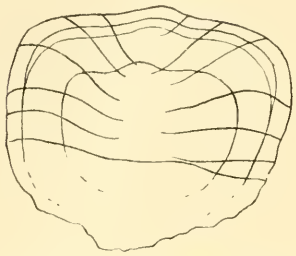


Fig. 18. Dédoublement du deuxième anneau hivernal. × 6,5.

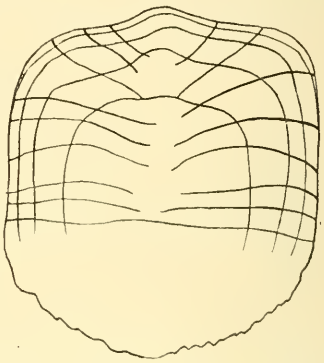


Fig. 19. Dédoublement du quatrième anneau hivernal. × 6,5.

Il peut arriver également que la zone hivernale soit double dans toute son étendue, mais alors (fig. 20) on constate que pour chaque période l'un des anneaux est un peu plus fortement marqué que l'autre. Peut-être dans ce cas l'individu échappant en partie aux influences qui déterminent habituellement un arrêt de croissance, a continué à croître pendant la mauvaise façon, d'une façon irrégulière et lente.

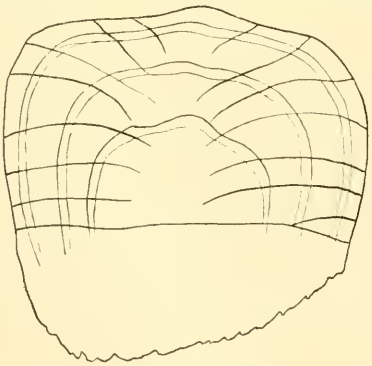


Fig. 20. Croissance anormale au cours des première, deuxième et troisième périodes hivernales. × 6.5.

Enfin de même que certaines conditions peuvent déterminer un accroissement anormal au cours d'une période de repos, de même des conditions défavorables, agissant momentanément, pendant la bonne saison, peuvent entraver, pour une courte durée, la croissance d'un individu. Dans ce cas on trouve sur les écailles, entre deux zones hivernales bien nettes et normalement espacées, une strie annulaire faiblement visible. Ces stries, signalées pour la première fois chez le Hareng par Hj. Broch (1898) sous le nom de *falschen Winterringen* et revues par tous les auteurs

qui se sont occupés des écailles de ce Poisson, existent également chez la Sardine. On peut même remarquer qu'elles sont plus fréquentes dans le jeune âge, au cours de la première période de croissance et surtout, semble-t-il, chez les individus à première période de croissance longue, c'est-à-dire provenant des pontes d'automne et qui devront croître en partie pendant la mauvaise saison. Il est aisé de comprendre qu'à ce moment où les conditions sont plutôt défavorables et où la croissance est pourtant très rapide le moindre arrêt de celle-ci se traduira par une faible strie sur les écailles.

Ces irrégularités de croissance, qui sont en somme exceptionnelles et, on le voit, le plus souvent faciles à discerner, ne sont pas de nature à donner de graves erreurs dans l'appréciation de l'âge des individus. Les indications fausses que seraient susceptibles de fournir celles qui passeraient inaperçues ne peuvent en tout cas influencer les moyennes basées sur un nombre suffisant d'exemplaires.

INFLUENCE DE LA TEMPÉRATURE ET DE LA REPRODUCTION SUR LA CROISSANCE

S'il paraît ainsi établi que la Sardine met seulement sept mois à accomplir la presque totalité de sa croissance annuelle, il y a lieu de se demander quelles sont les conditions qui déterminent tour à tour ce rapide accroissement et le ralentissement qui lui fait suite. Sur ce point particulièrement difficile à élucider nous nous bornerons pour le moment à quelques remarques.

La croissance est sous la dépendance des phénomènes d'alimentation et d'assimilation. Or parmi les facteurs susceptibles de modifier l'équilibre de ces deux fonctions, il en est deux surtout qui méritent d'être retenus, parce qu'on possède sur leur importance des renseignements dus à l'expérience ou à de multiples observations, ce sont les variations thermiques et les nécessités de la reproduction.

Bien qu'on doive admettre avec certitude que les changements de température exercent leur action sur l'abondance et la répartition du plankton, soit en agissant directement sur les organismes, soit par le jeu des courants qu'ils déterminent, il est difficile de préciser l'influence qu'ont ces variations thermiques sur la nourriture de la Sardine parce que nous ignorons la qualité du plankton que celle-ci recherche et les

limites de son éclectisme à cet égard. On trouvera dans le récent mémoire de Mangin (1912) le résumé de nos connaissances sur le sujet.

Il a, par contre, été démontré, notamment par Fulton (1904) dont les expériences ont plus particulièrement porté sur les Gadidés et les Pleuronectidés, que l'élévation de la température stimule non seulement

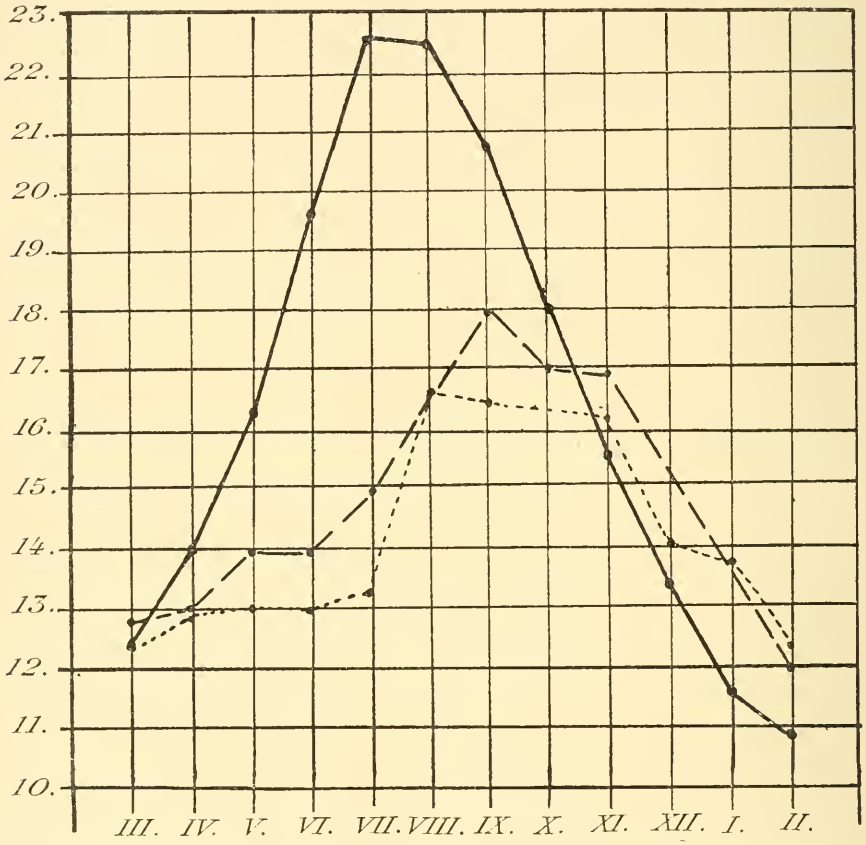


Fig. 21. Courbes des températures moyennes dans le Golfe du Lion aux différents mois de l'année. Les degrés centigrades sont en ordonnées et les mois en abcisses.
▬▬▬ = température de surface.
▬ • ▬ • ▬ = température à 25 mètres de profondeur.
▪▪▪▪▪▪▪▪▪▪ = température à 50 mètres de profondeur.

l'appétit et l'activité des Poissons, mais qu'elle favorise aussi, dans la plus large mesure, l'accroissement de taille des individus. Quand, au contraire, dans les aquariums où les sujets en expérience étaient placés, la température était abaissée, on voyait alors ceux-ci dédaigner la nourriture qui leur était offerte et rester inactifs sur le fond. Ces faits, d'ailleurs en accord avec tout ce que l'on sait de la croissance des Poissons en cap-

tivité, permettent de souscrire entièrement aux conclusions de l'auteur : « It appears that the influence of temperature is active in modifying the rate of growth by acting directly upon the metabolism of the fish, and also by affecting the rapidity of digestion. »

Damas (**1909**) a apporté une nouvelle confirmation à cette manière de voir en montrant que chez les Gadidés les écailles sont d'autant plus nettement marquées au point de vue de l'âge que les individus examinés habitent des parages où les variations saisonnières sont plus considérables. Les recherches de Bounhiol[1] montreront probablement qu'il en est de même pour la Sardine puisque notre collègue a dû chercher dans la méthode des mensurations un correctif aux indications incertaines que lui donnait le seul examen des écailles de la Sardine Algérienne, alors que ces indications nous ont toujours paru particulièrement nettes pour les individus de provenance océanique.

Il est donc tout naturel de constater que le maximum de croissance de la Sardine se fait pendant l'été tandis que l'hiver correspond à la période de repos. Cependant si nous traçons la courbe (fig. 21) des températures moyennes de surface aux différents mois de l'année d'après les observations faites à Banyuls-sur-mer, au laboratoire Arago, depuis 1900, nous constatons bien que la période de croissance active commence en mars-avril avec le relèvement de la température et continue tant que la courbe de celle-ci suit une marche ascensionnelle, mais nous constatons aussi que le ralentissement hivernal débute en novembre alors que le thermomètre marque encore 15°5, tandis qu'il marquait seulement 12°2 en mars et 14° en avril. La même remarque s'impose si au lieu d'envisager les variations thermiques de la surface, nous envisageons les variations observées à 25 ou 50 mètres de profondeurs ; on trouve même à ces niveaux un écart encore plus considérable (12°3 et 12°2 pour mars-avril, 17° et 16°4 pour novembre). De telle sorte que pour s'en tenir exactement aux données que ces courbes fournissent, il faudrait dire que seuls les changements qui surviennent dans le *sens* des variations thermiques influent sur la vitesse de croissance des individus : la période d'élévation de la température correspondant à la période de croissance active et la période de repos commençant à peu près au moment où le thermomètre s'abaisse.

De plus, il ne faut pas oublier qu'en Méditerranée la Sardine a la faci-

1. Congrès de l'Association française pour l'avancement des sciences tenu à Nîmes en 1912 (résumé des travaux, p. 148).

lité, par des déplacements verticaux d'assez faible amplitude, de se soustraire aux effets que les changements brusques de température pourraient produire.

Pour toutes ces raisons on doit admettre que, si les variations thermiques jouent un rôle important dans certaines particularités du cycle annuel de la Sardine et permettent peut-être d'expliquer la reprise de croissance se manifestant dès le premier printemps, elles ne suffisent pas à tout expliquer, et qu'il est nécessaire d'invoquer d'autres influences afin de comprendre notamment pourquoi, malgré la température encore très élevée de l'automne, la Sardine, dès cette époque, cesse de s'accroître et vit en quelque sorte sur ses réserves.

On ne s'étonnera donc pas que nous ajoutions une certaine importance au fait que la ponte de la Sardine débute précisément à l'automne et se poursuit sans interruption jusqu'au printemps suivant. Ce que nous avons appelé la période de repos est donc en même temps la période d'activité génitale. Or, on sait, sans qu'il soit nécessaire d'insister combien la nutrition est défectueuse à ce moment, et quelles dépenses occassionnent à l'organisme l'élaboration, l'expulsion des produits sexuels, puis la réparation, la régénération des glandes épuisées. Sans doute les réserves graisseuses accumulées pendant l'été et qui sont alors consommées aident l'animal à traverser sans dépérir cette période critique, elles ne sauraient toutefois lui permettre de s'accroître dans la mesure où il le faisait les mois précédents.

Mais nous avons pu établir qu'en Méditerranée la Sardine n'arrive pour la première fois à maturité qu'au bout de deux ans et demi ou de trois ans, c'est-à-dire au cours de son second ou troisième hiver selon que les individus proviennent de pontes précoces d'automne ou de pontes tardives de la période précédente. Ce sont ces individus que nous trouvons mûrs en même temps au mois de décembre, à une taille de 13 à 14 cm. et que nous reprenons vides au mois de mars suivant. Le ralentissement hivernal que ces individus ont déjà subi dans leur croissance une ou deux fois ne peut donc avoir été causé par les nécessités de la reproduction. L'hypothèse très ingénieuse par laquelle G. Schneider (**1910**) a tenté de répondre à cette objection, en ce qui concerne le Hareng, ne semble pas valable pour la Sardine, au moins pour celle de l'Océan où tout ce que l'on sait de la manière d'être des reproducteurs (*Sardine de dérive*) permet de penser que ceux-ci ont une biologie bien différente de celle de la *Sardine de rogue*.

D'ailleurs, il faut aussi remarquer que ce ralentissement périodique de la croissance se fait à peu près à la même époque pour le Hareng, pour la Sardine, pour le Sprat et même pour l'Anchois, bien que ces espèces aient des périodes de ponte très différentes : le maximum de la ponte du Sprat est en juin, l'Anchois pond au printemps et en été, le Hareng au printemps et à l'automne.

Nous conclurons donc que ni les variations thermiques, ni les nécessités de la reproduction ne sont capables à elles seules, agissant séparément, d'expliquer entièrement le changement qui s'opère annuellement dans la vitesse de croissance de la Sardine ; mais nous ajouterons que ce phénomène est probablement dû à l'action combinée de ces deux facteurs qui peut s'exercer de manières si diverses et si imparfaitement connues (sur la quantité et la qualité de la nourriture, sur l'activité et les déplacements des individus, sur leur coefficient d'assimilation, etc.) qu'il serait prématuré de vouloir préciser à l'heure actuelle la part qui revient à chacun d'eux.

RAPPORT ENTRE L'AGE ET LA TAILLE DES INDIVIDUS CONCLUSIONS

La taille à laquelle la Sardine arrive en Méditerranée à la fin de son premier cycle a été précédemment indiquée (p. 311) et l'on a vu que cette taille peut varier au moins de 8 à 11 centimètres suivant que le premier hiver s'est fait ou non sentir sur la croissance ; dans le premier cas les individus ont un an à peine lorsque débute la deuxième période de croissance, dans le second cas, ils ont environ un an et demi.

Les renseignements que nous ont fournis sur la croissance ultérieure de la Sardine les mensurations directes d'individus d'âge déterminé, sont résumés dans le tableau III. On trouvera en A la marche de la croissance des individus provenant des pontes du début de l'année ou du premier printemps et en B celle des individus provenant des pontes de l'automne précédent.

Bien que nous n'ayons employé dans cette statistique que des individus capturés pendant la saison hivernale, c'est-à-dire paraissant avoir achevé leur deuxième, troisième, quatrième ou cinquième période de croissance, on remarquera que les chiffres obtenus par l'emploi de la formule $l = L \frac{v}{V}$ sont toujours inférieurs à ceux donnés par la men-

suration directe des individus. Ainsi les individus mesurés à 2 ans et demi ont une longueur moyenne de 13.5 cm., alors que d'après le calcul ils ne devraient avoir que 12.9 cm. Ceux de 3 ans ont 13.9 cm. au lieu de 13.7 ; ceux de 3 ans et demi 14.6 au lieu de 14.1 etc. La seule exception nous est fournie par les individus âgés de 5 ans et elle est facilement explicable par le petit nombre de ceux-ci.

On remarquera en outre que les variations observées dans la valeur de l^1, l^2 (et il en serait sans doute de même pour l^3 si nous avions un nombre plus grand d'individus de 5 ans) pour des individus provenant de mêmes périodes de ponte sont telles que la plus grande valeur se trouve

TABLEAU III

Nombre d'individus examinés	Age	Longr des individus			l^1	l^2	l^3	l^4	
		Minimum	Moyenne	Maximum					
64	3	12.9	13.9	15.2	8.1	12.2			
82	4	13.5	14.6	16.5	7.6	11.3	13.6		
5	5	15	16.2	17.4	7.2	10.9	13.9	15.7	A
			Moyennes :		7.7	11.6	13.7	15.7	
11	2 ½	13	13.5	14	10.6				
33	3 ½	13.5	14.6	15.2	10.0	13.4			
11	4 ½	14.3	15	16.5	9.5	12.6	14.1		B
			Moyennes :		9.6	12.9	14.1		

toujours pour les jeunes individus et la plus petite pour les plus âgés.

R. M. Lee (1912) qui le premier a attiré l'attention sur ce fait et lui donne le nom de *Phenomenon of apparent change in growth rate* a reconnu en même temps sa généralité : il est constant chez le Hareng, l'Eglefin, la Truite (*Salmo fario*). Après avoir discuté les différentes explications qu'on peut en donner, et notamment l'effet de la sélection des individus que les moyens de capture peuvent entraîner, R. M. Lee incline à penser que ce phénomène est probablement dû à la contraction que subiraient les stries d'accroissement de l'écaille quand se formeraient à leur périphérie les nouvelles stries de la période de croissance suivante. De telle sorte que, par exemple, l'épaisseur de la zone de seconde croissance inscrite sur l'écaille d'un individu de 3 ans serait moindre qu'elle ne l'était lorsque le même individu n'avait que deux ans. Cette intéressante hypothèse serait, croyons-nous, susceptible de vérification et deviendrait très vraisemblable

si, pour une même zone, les stries d'accroissement, dont la contraction ne doit pas changer le nombre, apparaissaient plus denses, plus rapprochées les unes des autres, à mesure qu'on les observe chez des individus plus âgés. Il serait également utile d'interroger les otolithes qui ne présentent pas l'élasticité des écailles.

Quoi qu'il en soit, les chiffres que le calcul et la mensuration directe des individus nous ont donnés pour la Sardine sont si voisins que leur comparaison prouve en faveur de la méthode employée et autorise, en l'absence de mesures directes pour les individus exactement âgés de deux ans, d'assigner à ceux-ci une taille moyenne de 12 cm. environ.

Ainsi, pour la Sardine du Golfe du Lion, la marche de la croissance est la suivante : les individus à première période de croissance courte ont encore en moyenne 8 cm. à un an, 12 cm. à deux ans, 14 cm. à trois ans, 14.5 cm. à quatre ans et 16 cm. à cinq ans (ce dernier chiffre restant douteux pour les raisons indiquées plus haut) ; les individus à première période de croissance longue ont encore en moyenne 10 cm. à un an et demi, 13.5 cm. à deux ans et demi, 14.5 cm. à trois ans et demi, 15 cm. à quatre ans et demi. Cette croissance se fait donc très lentement ; variable pendant la première année, elle est ensuite environ de 4 cm. pendant la seconde année, de 2 cm. pendant la troisième, de 1 cm. pendant la quatrième et d'à peine 1 cm. pendant la cinquième année.

Les données que nous avons recueillies jusqu'à ce jour sur la vitesse de croissance de la Sardine océanique se résument à cette constatation que pour les quelques individus examinés, provenant de Concarneau, le moment où débute la deuxième période de croissance correspond à un âge d'un an à un an et demi et coïncide avec une taille moyenne de 9 ou 12 cm. ; à deux ans et deux ans et demi ces individus peuvent avoir 13 ou 17 cm. ; enfin les individus ayant achevé leur troisième période de croissance ont une taille moyenne de 18 cm. Nous ne discuterons pas la valeur de ces chiffres qui nous sont fournis par un nombre vraiment trop restreint d'exemplaires ; mais le récent mémoire de Hjort (**1913**), remédiant à cette insuffisance de documentation, nous permet d'établir un parallèle très instructif entre la croissance de la Sardine en Méditerranée et dans l'Océan.

La figure 22 représente la courbe moyenne que suit la croissance des individus pris dans l'Océan d'après les chiffres donnés par Hjort et la courbe moyenne de la croissance des individus pris en Méditerranée dans le Golfe du Lion dressée d'après nos propres observations ; la courbe

relative au Sprat est aussi représentée, elle est telle qu'on peut la déduire des recherches d'Osc. Sund (1911). On voit immédiatement, sans qu'il soit utile d'insister, qu'en Méditerranée la Sardine reste toujours, à âge égal, beaucoup plus petite que dans l'Océan, et que l'écart entre ces deux formes s'accentue au fur et à mesure que l'on compare des individus plus âgés. On voit aussi que cette Sardine a une courbe analogue

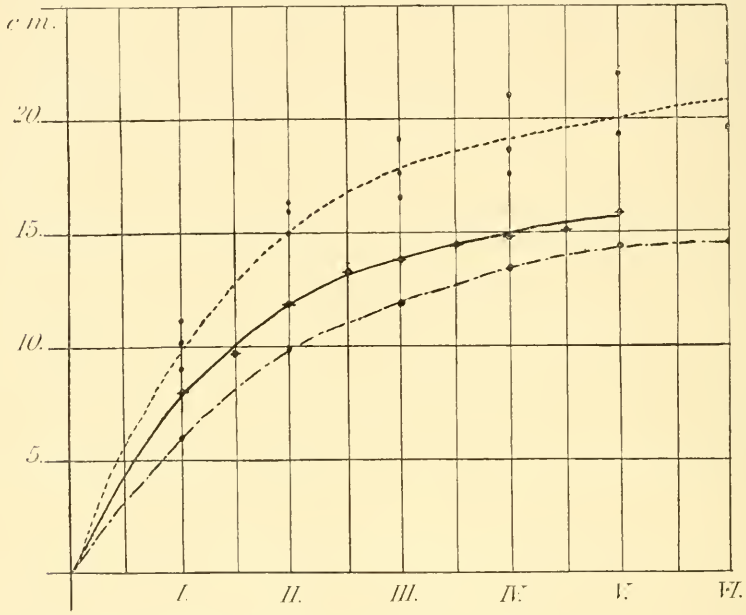


Fig. 22. Courbes de croissance de la Sardine et du Sprat pendant les 6 premières années.
▪▪▪▪▪▪▪▪▪▪ = Sardine de l'Océan.
▬▬▬▬▬▬ = Sardine du Golfe du Lion.
▬ • ▬ • ▬ = Sprat de Norvège.

à celle du Sprat, bien que dominant toujours celle-ci, elle s'en écarte peu et affecte la même allure.

Ces constatations sont intéressantes à plus d'un titre ; elles sont de nature à expliquer certaines particularités de la biologie de la Sardine Méditerranéenne et suggèrent quelques remarques que nous exposerons en manière de conclusions.

La lenteur relative de la croissance des individus dans le Golfe du Lion pourrait tout d'abord rendre compte du fait singulier qu'aucun individu n'a été capturé sur notre littoral à une taille correspondant à celle qu'atteint communément la grosse *Sardine de dérive* de l'Océan,

c'est-à-dire 23 à 26 cm. Les plus gros individus pris par nous ne dépassaient pas 17.5 cm. de longueur et MARION non plus ne signale dans ses captures aucun individu supérieur à 18 cm. Si l'on admet qu'à cinq ans la Sardine a dans nos parages une taille moyenne de 16 cm., en lui accordant même la vitesse de croissance annuelle de la Sardine de l'Océan à partir de cet âge, soit, d'après les calculs de HJORT, cinq millimètres par an jusqu'à sa dixième année et trois millimètres ensuite, on voit qu'il faudrait à notre Sardine une vingtaine d'années pour arriver à la taille de 21, 22 cm ! Et il est fort probable que cet âge dépasse de beaucoup celui que peut atteindre cette Clupe, au moins en Méditerranée.

Une autre conséquence, et non des moins importantes, du même phénomène est celle-ci. Nous avons vu, que la première maturité de la Sardine se produit en Méditerranée à deux ans et demi et à trois ans : à deux ans et demi pour les individus précoces ayant accompli sans arrêt leur première année de croissance et à trois ans pour ceux qui, nés au printemps, ont subi à sept mois environ l'effet du premier hiver. Les observations concordantes de HJORT et de POUCHET établissent que dans l'Océan la maturité sexuelle se manifeste également pour la première fois à ce même âge, mais les individus ont à ce moment 16 à 19 cm. de longueur, suivant peut-être qu'ils proviennent d'Arcachon ou de Concarneau. Or, on sait que la *Sardine de rogue*, exploitée par les pêcheurs du Golfe de Gascogne ou de Bretagne, et que les industriels recherchent particulièrement est une Sardine mesurant 13 à 14 cm. en moyenne, 15 cm. au maximum qui se trouve ainsi âgé d'un an et demi à deux ans, immature et très grasse. Au contraire les individus capturés en Méditerranée par les filets dérivants, bien que d'une taille correspondante ou à peine supérieure, sont à une tout autre période de leur évolution : ils ont tous atteint l'état adulte, se trouvent même généralement dans leur troisième, quatrième ou cinquième année et ont par conséquent, en grande majorité, déjà accompli au moins leur première ponte.

Comme la Sardine, ainsi d'ailleurs que tous les autres Clupéidés, ne réalise son maximum de valeur marchande que pour les individus capturés en pleine période d'engraissement, et comme cet *Isterstadium* se manifeste seulement dans l'Océan chez les immatures (au cours des deuxième et troisième étés pour le Sprat et la Sardine, et au cours des troisième et quatrième pour le Hareng), on en pourrait conclure que la Sardine méditerranéenne, toujours prise à l'état adulte, serait d'une qualité inférieure à celle de l'Océan, et se trouverait en quelque sorte vis-à-vis de celle-ci

dans la même situation que se trouve le Sprat anglais par rapport au Sprat norvégien. Elle est d'ailleurs capturée sans rogue[1] en Méditerranée et de la même manière que la Sardine adulte de l'Océan (*Sardine de dérive.*)

Mais avant d'accepter une pareille conclusion, dont les conséquences ne manqueraient pas d'être graves pour nos pêcheurs méridionaux, il faudrait prouver que l'énorme accumulation de réserves graisseuses que forme chaque année la Sardine méditerranéenne dans l'intervalle de deux pontes (mai à septembre) correspond seulement à cet engraissement périodique, toujours peu important et de courte durée, que présentent vers l'automne les Clupes de l'Océan même après avoir franchi l'âge adulte. Les analyses précises, le dosage exact de la graisse accumulée montreront sans doute qu'il en est autrement et que cette période intergénitale en Méditerranée est vraiment comparable à un *isterstadium* qui se répéterait chaque année à tous les âges au moment précis où la pêche atteint son maximum.

Et l'on comprend que, si cette manière de voir est confirmée, non seulement la Sardine méditerranéenne ne peut rien perdre de sa valeur, mais de plus le mélange d'individus d'âges différents qui se fait inévitablement dans les captures, doit être considéré comme un précieux avantage puisqu'il contribue dans une large mesure à assurer la régularité de la pêche.

On sait, en effet, que le rendement de la pêche quoique variable en Méditerranée est loin de subir des aléas comparables à ceux qu'on observe dans l'Océan. Cela tient en partie à ce que la Sardine abandonnant les eaux littorales tout au plus pendant les mois les plus froids de l'hiver, la saison de pêche se poursuit, il est vrai avec une inégale intensité, durant une grande partie de l'année ; mais cela tient aussi à ce que les individus d'âges différents étant indistinctement capturés, quand les conditions particulières ont entravé le développement d'une catégorie d'individus ou les tiennent éloignés de la côte, la perte en résultant est atténuée par la présence de Sardines plus jeunes ou plus âgés.

Tous ces faits qu'à leur début nos recherches sur la croissance mettent en évidence, tous ces problèmes qu'elles soulèvent déjà montrent combien la Sardine se comporte d'une manière différente dans l'Océan et dans la

1. Il faut toutefois signaler l'appât, fait de crabes pilés, employé par certains pêcheurs de l'Adriatique et qui porte suivant les localités les noms de *tritura, pacciugo, pastello, pesto di granzetti.*

Méditerranée. Dans la mesure où nos premiers résultats sont exacts, on peut affirmer qu'il existe là deux races biologiques bien distinctes dont il sera intéressant de rechercher les caractéristiques morphologiques.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1908. Broch Hj. Norwegische Heringsuntersuchungen während der Jahre 1904-1906. (*Bergens Museums Aarbog.*)

1908 *a.* — Sind die Heringsstämme erbliche Rassen ? (*Zool. Anz. Bd.* 33 *s.* 68.)

1907. Dahl Kn. The Scales of the Herring as a means of determining age, growth and migration. (*Rep. Norweg. Fish. and Marine Investig. Vol. II*, *n*° 6.)

1911. — The age and growth of Salmon an Trout in Norway. (*Salmon and Trout Assoc. London.*)

1909. Damas (D.). Contribution à la biologie des Gadides. (*Rapport et Procès-verbaux*, vol. XI.)

1913. Esdaile Ph. C. The scientific results of the Salmon scale research at Manchester university. (*Mem. and proced. of the Manchester literary and philos. Soc. Vol.* 57, *part. I.*)

1911. Fage. L. Recherches sur la biologie de l'Anchois, âge, races, migrations. (*Ann. Inst. Océan. t. II*, *fasc.* 4.)

1912. — Recherches sur la croissance de la Sardine. (*Clupea pilchàrdus* Walb., *C. R. Assoc. Franc. pour l'avànc. des sciences, Nimes* 1912, o.415).

1904. Fulton T. W. The rate of growth of fishes. (22 *A. Rep. Fish. Board f. Scotland p.* 159.)

1906. — One the growth and age of the Herring. (24 *A. Rep. Fish. Board f. Scotland p.* 293.)

1909. Hjort (J.). Report regarding the Herring. (*Rap. et Procès-verbaux. Vol. XII.*)

1910. — Report on Herring-Investigations until January 1910. (*Publicat. de Circonstance n*° 53.)

1913. — Den Franske Industris Kamp mot de Norske Sardinier. (*Aarberet. vedk. Norg. Fish. hef* 4. 1912.)

1911. Hjort J. and Lea E. Some results of the International Herring-Investigations 1907-1911. (*Public. de Circonstance n*° 61, *p.* 8.)

1899. Hoffbauer (C.). Die Altersbestimnung des Karpfen an seiner Schuppe. (*Jahresb. Schles. Fisherei-Vereins.*)

1899. Holt E. W. L. Recherches sur la reproduction des Poissons osseux dans le golfe de Marseille. (*Ann. Mus. Marseille*, *t. V. p.* 90.)

1902. Jenkins J. T. Altersbestimmung durch Otolithen bei den Clupeiden. (*Wiss. Untersuch. Bd.* 6 Abt. *Kiel* p. 83.)

1910. Lea (E.). On the methods used in the Herring-Investigations. (*Public. de Circonstance n*° 53, *p.* 7.)

1911. — A study on the growth of Herrings. (*Public de Circonstance n*° 61, *p.* 35.)

1912. Lee R. M. An investigation into the methods of growth determination in fishes. (*Public. de Circonstance n°* 63.)

1912. Mangin. Phytoplancton de la croisière du «René» dans l'Atlantique. (*Ann. Inst. Océan.* t. iv, p. 57).

1889. Marion A. F. Recherches sur la Sardine de la Méditerranée. (*Ann. Mus. Marseille t. III p.* 69.)

1891. — La Sardine sur les côtes de Marseille durant la campagne de 1889-1890. (*Ann. Mus. Marseille t. IV, p.* 99.)

1891 *a.* — La Sardine sur les côtes de Marseille durant la campagne de 1890-1891. (*Ann. Mus. Marseille, t. IV, p.* 67.)

1892. Petersen C. G. J. Fiskens biologiske Forhold i Holbœk Fjord. (*Beretning fra den danske biolog. Station.*)

1908. Steuer A. Materialen zu einer Naturgeschichte der adriatischen Sardine. (*Oesterreichische Fischerei-Zeitung Jahrg V.*)

1911. Sund O. Underskelser over Brislingen i Norske Farvand. (*Aarberet vedk. Norg. Fish.*)

APPENDICE

Données numériques

Les mesures de longueur sont données en centimètres sauf pour les otolithes dont la longueur et la largeur sont données en millimètres.

L'état des glandes sexuelles est indiqué par les chiffres I à VII, I représentant la première ébauche des organes génitaux et VII se rapportant aux individus vides ayant pondu récemment.

Période de ponte	Date de capture	Age	Longueur totale	$l^1 = t^1$	l^2	l^3	l^4	t^2	t^3	t^4	t^5	Otolithes long^r	Otolithes larg^r	Sexe
Banyuls-sur-Mer														
1908-1909	Novembre 1911	3	13.5	7.0	10.5			3.5	3.0			2.37	1.27	I
»	»	»	13.8	7.8	12.2			4.4	1.6			2.49	1.24	♂-II
»	»	»	13.8	7.2	11.6			4.4	2.2			2.49	1.21	♀-II
»	»	»	14.0	6.8	12.0			5.2	2.0			2.43	1.24	I
»	»	»	14.2	7.7	12.5			4.8	1.7			2.61	1.27	♀-II
»	»		13.8	7.3	11.7			4.4	2.1			2.47	1.24	
»	»	3½	13.5	9.4	12.5			3.1	1.0			2.72	1.45	♀-II
»	»	»	15.3	9.0	13.0			4.0	2.3			2.72	1.45	♀-II
»	»	»	15.5	11.0	14.5			3.5	1.0			2.72	1.33	♀-II
			14.7	9.8	13.3			3.5	1.4			2.72	1.41	
1907-1908	«	4	13.5	7.4	9.8	12.5		2.4	2.7	1.0		2.37	1.21	♀-II
»	»	»	14.0	7.8	11.4	13.1		3.6	1.7	0.9		2.43	1.21	♀-II
»	»	»	14.5	7.5	11.1	13.8		3.6	2.7	0.7		2.37	1.27	♂-II
»	»	»	15.0	8.0	11.4	13.9		3.4	2.5	1.1		2.72	1.33	♀-II
»	»	»	15.0	6.8	10.1	14.0		3.3	3.9	1.0		2.55	1.21	I
»	»	»	15.2	6.9	12.5	14.1		5.6	1.6	1.1		2.63	1.33	♀-II
»	»	»	15.5	7.4	10.3	13.8		2.9	3.5	1.7		2.55	1.27	♀-III
»	»	»	14.6	7.4	10.9	13.6		3.5	2.7	1.0		2.51	1.26	
»	»	4½	14.5	9.2	11.7	13.4		2.5	1.7	1.1		2.43	1.27	♀-II
Collioure														
1908-1909	Février 1912	3	15.0	7.5	12.7			5.2	2.3			2.43	1.27	♂-V
»	»	»	15.2	8.6	13.9			5.3	1.3			2.93	1.42	♀-V
»	»	»	15.3	8.0	12.8			4.8	2.5			2.61	1.33	♀-V
»	»	»	15.1	8.0	13.1			5.1	2.0			2.65	1.34	
»	»	3½	13.5	9.4	12.2			2.8	1.3			2.49	1.21	♀-IV
»	»	»	14.0	9.2	13.0			3.8	1.0			2.43	1.27	♀-IV
»	»	»	14.5	9.6	13.1			3.5	1.4			2.49	1.33	♂-V
»	»	»	14.7	11.4	13.4			2.0	1.3			2.61	1.39	♀-VI

Période de ponte	Date de capture	Age	Longueur totale	$l^1 = t^1$	l^2	l^3	l^4	t^2	t^3	t^4	t^5	Otolithes long^r	Otolithes larg^r	Sexe
1908-1909	Février	3¼	15.0	9.2	13.4			4.2	1.6			2.66	1.33	♀-VI
»	1912	»	15.0	10.6	13.4			2.8	1.6			2.43	1.21	♀-III
»	»	»	15.0	10.0	14.0			4.0	1.0			2.72	1.39	♀-VI
»	»	»	15.7	10.2	14.0			3.8	1.7			2.70	1.30	♂-V
			14.6	9.9	13.3			3.4	1.3			2.59	1.31	
1907-1908	»	4	14.0	6.6	9.8	12.3		3.2	2.5	1.7		2.57	1.33	♀-V
»	»	»	14.3	7.3	12.7	13.7		5.4	1.0	0.8		2.95	1.56	♀-VI
»	»	»	14.5	7.1	11.2	13.8		4.1	2.6	0.7		2.61	1.39	♂-IV
»	»	»	15.0	7.9	11.0	14.1		3.1	3.1	0.9		2.70	1.39	♀-V
»	»	»	15.0	8.0	12.3	14.2		4.3	1.9	0.8		2.90	1.33	♀-VII
»	»	»	15.4	6.6	11.2	14.2		4.6	2.0	1.2		2.84	1.33	♂-V
»	»	»	15.4	7.0	10.3	14.1		3.3	3.8	1.3		2.61	1.33	♀-VI
»	»	»	15.5	8.2	12.8	14.9		4.6	2.1	0.6		2.61	1.27	♂-VI
»	»	»	15.5	8.6	12.5	14.7		3.9	2.2	0.8		2.66	1.32	♀-VII
»	»	»	16.0	7.0	11.7	14.3		4.7	3.6	1.7		2.72	1.33	♀-VI
»	»	»	16.0	7.4	13.3	14.7		5.9	1.4	1.3		2.84	1.33	♂-VI
»	»	»	16.0	7.6	11.2	14.3		4.6	3.1	1.7		2.49	1.33	♀-VI
»			15.2	7.4	11.7	14.1		4.3	2.4	1.1		2.70	1.35	
»	»	4½	15.5	9.4	11.6	14.2		2.2	2.6	1.3		2.84	1.45	♀-V
»	»	»	16.3	9.0	12.0	14.5		3.0	2.5	1.9		2.72	1.45	♀-VI
»	»	»	16.5	9.5	12.9	15.1		3.4	2.2	1.4		2.61	1.39	♀-VI
»	»	»	16.1	9.3	12.1	14.6		2.8	2.5	1.5		2.72	1.43	
1906-1907	»	5	15.0	7.3	11.0	13.0	14.4	3.7	2.0	1.4	0.6	2.61	1.39	♂-V
»	»	»	15.6	6.3	9.6	13.1	15.0	3.3	3.5	1.9	0.6	2.72	1.33	♀-VI
»	»	»	16.2	7.5	10.7	13.9	15.5	3.2	3.2	1.6	0.7	2.84	1.33	♀-VI
»	»	»	15.6	7.0	10.4	13.3	14.9	3.4	2.9	1.6	0.7	2.72	1.35	
Collioure														
1908-1909	Avril	3 1/3	14.0	6.6	11.6			5.0	2.4					I
»	1912	»	14.5	8.1	11.5			2.5	2.9					I
»	»	»	14.3	8.0	12.4	13.9[1]		4.4	1.5	0.4				I
»	»	»	14.5	7.5	11.2	14.2		3.7	3.0	0.3				I
»	»	»	14.5	7.5	11.3	14.2		3.8	2.9	0.3				I
»	»	»	14.5	6.6	11.3	14.2		4.7	2.9	0.3				II
»	»	»	14.5	8.5	12.0	14.2		3.5	2.2	0.3				I
»	»		14.4	7.5	11.6	14.1		3.9	2.5	0.3				
1908-1909	Avril	3 ½	14.0	9.8	13.2			3.4	0.7					I
»	1912	»	14.0	10.0	13.0			3.0	1.0					I
»	»	»	14.5	9.8	12.8			3.0	1.7					I
»	»	»	15.2	11.1	14.2			3.1	1.0					I
»	»	»	14.4	10.1	13.3			3.2	1.1					
»	»	4	16.0	7.6	11.5	14.2		3.9	2.7	1.8				I
»	»	»	16.0	7.8	12.0	14.6		4.2	2.6	1.4				I
»	»	»	16.0	7.7	11.7	14.4		4.0	2.7	1.6				

1. Individus ayant commencé leur nouvelle croissance.

Période de ponte	Date de capture	Age	Longueur totale	$l^1 = t^1$	l^2	l^3	l^4	t^2	t^3	t^4	t^5	Otolithes longr	Otolithes largr	Sexe
Banyuls-sur-Mer														
1909-1910	Juillet	3	15.5	10.8	13·8			3.0	1.7					I
»	1912	»	15.5	11.4	14.6			3.2	0.9					I
	»		15.5	11.1	14.2			3.1	1.3					
1908-1909	»	3 3/4	15.0	8.0	12.2	14.5		4.2	2.3	0.5		2.65	1.38	I
»	»	»	15.5	8.0	10.9	14.5		2.9	3.6	1.0		3.00	1.38	I
»	»	»	16.0	7.6	12.1	14.6		4.5	2.5	1.4		2.69	1.30	II
»	»	»	16.0	7.5	12.2	15 2		4.7	3.0	0.8		2.92	1.53	I
»	»	»	16.0	8.5	13.4	15.6		4.9	2.2	0.4		3.00	1.53	I
»	»	»	16.5	7.8	12.0	15.3		4.2	3.3	1.2		2.65	1.30	I
»	»		15.8	7.9	12.1	14.9		4.2	2.8	0.9		2.81	1.40	
»	»	4 1/4	15.0	9.5	12.9	14.5		3.4	1.6	0.5		2.76	1.30	I
1907-1908	»	4 3/4	17.0	7.5	10.7	14.0	16.0	3.2	4.3	2.0	1.0	2.76	1.30	I
»	»	»	17.4	7.6	12.7	15.7	16.7	5.1	3.0	1.0	0.7			I
»	»		17.2	7.5	11.7	14.8	16.3	4.2	3.1	1.5	0.9			
»	»	5 1/4	15.5	9.7	12.5	14.3	15.2	2.8	1.8	1.9	0.3			I
Collioure														
1908-1909	Septem-	4	14.0	7.0	11.1	13.0		4.1	1.9	1.0		2.66	1.24	♂-V
»	bre 1912	»	14.0	7.2	10.8	13.0		3.6	2.2	1.0		2.87	1.36	♀-V
»	»	»	14.5	7.0	12.0	13.9		5.0	1.9	0.6		2.51	1.33	♀-III
»	»	»	15.8	8.8	12.4	14.2		3.6	1.8	1.6		2.87	1.36	♀-III
»	»		14.5	7.5	11.5	13.5		4.0	2.0	1.0		2.72	1.32	
»	»	4 ½	15.0	9.3	12.0	14.1		2.7	2.1	0.9		2.66	1.24	♀-III

Période de ponte	Date de capture	Age	Longur totale	$l^1 = t^1$	l^2	t^2	t^3	Sexe
Nice								
1910-1911	Décembre	2 ½	13.1	11.5		1.6		♂-VI
»	1912	»	13.2	10.5		2.7		♂-VI
»	»	»	13.3	10.2		3.1		♀-VI
»	»	»	13.4	10.7		2.7		♀-VI
»	»	»	13.5	10.0		3.5		♂-VI
»	»	»	13.5	10.7		2.8		♀-VI
»	»	»	13.5	10.8		2.7		♂-VI
»	»	»	13.5	11.1		2.4		♀-VI
»	»	»	13.7	10.7		3.0		♀-VI
»	»	»	13.8	11.7		3.1		♀-VI
»	»	»	14.0	10.4		3.6		♀-VI
»	«	»	13.6	10.7		2.9		

Période de ponte	Date de capture	Age	Longur totale	$l^1 = t^1$	l^2	t^2	t^3	Sexe
Nice (*suite*)								
1909-1910	Décembre	3	12.9	7.3	10.3	3.0	2.6	♂-VI
»	1912	»	13.3	8.3	11.8	3.5	1.5	♂-VI
»	»	»	13.4	8.0	11.7	3.7	1.7	♂-V
»	»	»	13.5	9.1	12.5	3.4	1.0	♂-VI
»	»	»	13.5	6.7	12.0	5.3	1.5	♂-VI
»	»	»	13.5	7.5	11.0	3.5	2.5	♀-VI
»	»	»	13.6	6.5	10.7	4.2	2.9	♀-V
»	»	»	13.6	9.6	12.4	2.8	1.2	♂-VI
»	»	»	13.6	8.5	12.2	3.7	1.4	♂-VI
»	»	»	13.6	8.5	11.3	2.8	2.3	♀-VI
»	»	»	13.7	7.7	11.5	3.8	2.2	♀-V
»	»	»	13.7	9.5	12.6	3.1	1.1	♂-VI
»	»	»	13.7	9.0	13.0	4.0	0.7	♀-VI
»	»	»	13.8	6.9	12.5	5.6	1.3	♂-VI
»	»	»	13.8	7.5	11.8	4.3	2.0	♀-VI
»	»	»	13.8	8.5	13.0	4.5	0.8	♀-VI
»	»	»	13.8	8.7	13.0	4.3	0.8	♀-V
»	»	»	13.8	8.7	12.7	4.0	1.1	♂-V
»	»	»	13.8	8.6	12.5	3.9	1.3	♀-V
»	»	»	13.9	7.6	12.1	4.5	1.8	♀-VI
»	»	.	13.9	8.0	11.4	3.4	2.5	♀-VI
»	»	»	13.9	8.3	12.5	4.2	1.4	♂-VI
»	»	»	13.9	8.0	12.0	4.0	1.9	♂-VI
»	»	»	14.0	9.0	12.3	4.3	1.7	♂-VI
»	»	»	14.0	7.6	11.1	3.5	2.9	♀-VI
»	»	»	14.0	8.9	12.7	3.8	1.3	♂-VI
»	»	»	14.0	9.0	13.0	4.0	1.0	♂-VI
»	»	»	14.0	7.6	12.0	4.4	2.0	♂-VI
»	»	»	13.7	8.1	12.0	3.9	1.7	
»	»	3½	14.6	11.6	13.7	2.1	0.9	♂-VI
»	»	»	15.2	11.2	14.2	2.7	1.0	♀-VI
»	»	»	14.9	11.5	13.9	2.4	1.0	

Période de ponte	Date de capture	Age	Longur totale	$l^1 = t^1$	l^2	l^3	t^2	t^3	t^4	Sexe
Nice (*suite*)										
1908-1909	Décembre	4	13.6	8.5	11.3	13.0	2.8	1.7	0.6	♀-VI
»	1912	»	14.0	7.2	10.8	13.0	3.6	2.2	1.0	♂-VI
»	»	»	14.0	7.3	10.4	13.3	3.1	2.9	0.7	♀-VI
»	»	»	14.0	9.1	11.0	12.8	1.9	1.8	1.2	♀-V
»	»	»	14.1	8.0	11.1	13.2	3.1	2.1	0.9	♂-V
»	»	»	14.1	7.2	10.2	13.3	3.0	3.1	0.8	♀-VI
»	»	»	14.2	7.3	11.2	13.2	3.9	2.0	1.0	♀-VI
»	»	»	14.2	8.6	12.6	13.6	4.0	1.0	0.6	♀-VI
»	»	»	14.2	6.8	10.5	13.2	3.7	2.7	1.0	♂-VI
»	»	»	14.6	6.5	10.1	13.5	3.6	3.4	1.1	♂-VI
»	»	»	14.6	7.6	12.7	13.9	5.1	1.2	0.7	♀-VI
»	»	»	15.0	9.0	13.4	14.4	4.4	1.0	0.6	♂-VI
»	»	»	14.2	7.7	11.2	13.3	3.5	2.1	0.9	

Période de ponte	Date de capture	Age	Longueur totale	$l^1 = t^1$	l^2	l^3	t^2	t^3	t^4	Sexe
Collioure										
1910-1911	Mars 1913	2½	13.0	10.6			2.4			VII
»	»	»	13.4	10.2			3.2			VII
»	»		13.2	10.4			2.8			
1909-1910	»	3	13.1	8.0	12.0		4.0	1.1		VII
»	»	»	13.5	9.0	12.5		3.5	1.0		♂-VII
»	»	»	13.5	8.5	12.4		3.9	1.1		♀-VII
»	»	»	14.0	9.2	12.5		3.3	1.5		VII
»	»	»	14.0	8.6	12.3		3.7	1.7		VII
»	»	»	14.0	8.8	13.0		4.2	1.0		VII
»	»	»	14.0	8.8	13.3		4.5	0.7		I
»	»	»	14.0	8.6	12.8		4.2	1.2		VII
»	»	»	14.0	9.0	12.5		3.5	1.5		VII
»	»	»	14.1	8.9	12.8		3.9	1.3		VII
»	»	»	14.1	9.4	12.7		3.3	1.4		VII
»	»	»	14.2	8.6	13.2		4.6	1.0		♀-VII
»	»	»	14.2	8.0	13.0		5.0	1.2		VII
»	»	»	14.3	8.6	12.8		4.2	1.5		♂-VII
»	»	»	14.4	9.7	13.0		3.3	1.4		VII
»	»	»	14.5	9.3	12.6		3.3	1.9		VII
»	»	»	14.5	9.1	13.0		3.9	1.5		
»	»	»	14.5	8.5	12.6		4.1	1.9		
»	»	»	14.6	9.0	12.5		3.5	2.1		
»	»	»	14.7	9.6	13.7		4.1	1.0		♀-VII
»	»	»	14.8	9.5	13.4		3.9	1.4		VII
»	»	»	14.9	9.0	13.0		4.0	1.9		VII
»	»	»	15.0	8.6	13.3		4.7	1.7		I
»	»	»	15.1	8.6	13.2		4.6	1.9		VII
»	»	«	15.2	8.9	13.7		4.8	1.5		VII
»	»	»	12.6	7.2	10.2	12.4[1]	3.0	2.2	0.2	I
»	»	»	14.2	6.8	11.1	14.0	4.3	2.9	0.2	VII
»	»	»	14.7	9.2	13.5	14.5	4.3	1.0	0.2	I
»	»	»	14.8	7.8	12.7	14.5	4.9	1.8	0.3	VII
»	»	»	15.0	8.0	12.3	14.5	4.3	2.2	0.5	VII
»	»	»	14.2	8.6	12.5	13.9	3.9	1.4	0.3	
»	»	3½	13.8	10.2	12.8		2.6	1.0		VII
»	»	»	14.0	10.0	12.8		2.8	1.2		VII
»	»	»	14.0	10.4	12.9		2.5	1.1		I
»	»	»	14.2	10.0	12.9		2.9	1.3		VII
»	»	»	14.2	9.7	13.5		3.8	0.7		VII
»	»	»	14.3	9.1	13.2		2.1	1.1		♀-VII
»	»	»	14.4	10.4	13.1		2.7	1.3		I
»	»	»	14.5	9.8	13.2		3.4	1.3		I
»	»	»	14.5	10.3	13.2		2.9	1.3		VII
»	»	»	14.8	10.3	13.5		3.2	1.3		VII
»	»	»	15.0	12.2	14.1		1.9	0.9		VII
»	»	»	15.0	10.7	13.7		3.0	1.3		VII
»	»	»	15.2	10.4	14.2		3.8	1.0		VII
»	»	»	15.4	10.5	14.3		3.8	1.1		♀-VII
»	»	»	15.4	10.6	14.3		3.7	1.1		VII
»	»	»	15.7	13.0	15.0		2.0	0.7		VII

1. Individus ayant commencé leur nouvelle croissance.

Période de ponte	Date de capture	Age	Longur totale	$l^1 = t^1$	l^2	l^3	t^2	t^3	t^4	Sexe
Collioure (*suite*)										
1909-1910	Mars 1913	3½	14.5	9.7	12.8	14.2[1]	3.1	1.4	0.3	I
(suite)	»	»	14.5	9.0	11.8	14.0	2.8	2.2	0.5	VII
»	»	»	14.7	9.8	12.8	14.4	3.0	1.6	0.3	VII
»	»	»	15.0	9.7	12.5	14.6	2.8	2.1	0.4	VII
»	»	»	14.6	10.2	13.1	14.3	2.9	1.2	0.3	
1908-1909	»	4	13.5	7.7	10.5	12.4	2.8	1.9	1.1	VII
»	»	»	13.8	7.0	11.6	13.0	4.6	1.4	0.8	VII
»	»	»	14.0	8.9	12.3	13.4	3.4	1.1	0.6	I
»	»	»	14.0	8.8	11.6	13.0	2.8	1.4	1.0	VII
»	»	»	14.0	7.4	11.0	13.0	3.6	2.0	1.0	VII
»	»	»	14.0	9.1	11.6	13.2	2.5	1.6	0.8	♀-VII
»	»	»	14.0	7.0	11.8	13.3	4.8	1.5	0.7	♂-VII
»	»	»	14.0	7.3	10.4	12.7	3.1	2.3	1.3	I
»	»	»	14.1	9.2	11.6	13.4	4.4	1.8	0.7	I
»	»	»	14.1	9.2	11.8	13.3	2.6	1.5	0.8	♀-VII
»	»	»	14.1	7.8	11.0	13.0	3.2	2.0	1.1	I
»	»	»	14.2	7.8	10.9	13.0	3.1	2.1	1.2	I
»	»	»	14.3	7.0	11.0	13.7	4.0	2.7	0.6	I
»	»	«	14.3	9.5	12.0	13.0	2.5	1.0	1.3	♂-VII
»	»	»	14.3	7.6	11.4	13.3	3.8	1.9	1.0	I
»	»	»	14.3	6.8	10.9	13.5	4.1	2.6	0.8	VII
»	0	»	14.4	8.5	11.1	13.6	2.6	2.5	0.8	VII
»	»	»	14.4	7.7	11.6	13.7	3.9	2.1	0.7	VII
»	»	»	14.4	7.3	11.1	12.9	3.8	2.8	1.5	♀-VII
»	»	»	14.5	7.6	10.4	13.7	2.9	3.3	0.8	I
»	»	»	14.5	7.7	11.0	13.7	4.3	2.7	0.8	VII
»	»	»	14.5	6.5	10.6	13.1	4.1	2.5	1.4	VII
»	»	»	14.5	6.8	11.2	13.6	4.4	2.4	0.9	VII
»	»	»	14.7	8.8	12.4	14.1	3.6	1.7	0.6	VII
»	»	»	14.8	7.2	11.2	13.5	4.0	2.3	1.3	♀-VII
»	»	»	14.8	8.2	12.1	13.8	3.9	1.7	1.0	VII
»	»	»	14.8	8.4	12.3	13.8	3.9	1.5	1.0	I
»	»	»	14.9	8.8	11.8	13.9	3.0	2.1	1.0	VII
»	»	«	14.9	8.4	12.0	14.1	3.6	2.1	0.8	VII
»	»	»	15.0	8.0	12.0	14.4	4.0	2.4	0.6	♀-VII
»	»	»	15.0	8.9	11.8	14.1	2.9	2.3	0.9	VII
»	»	»	15.0	7.1	11.6	14.3	4.5	2.7	0.7	♀-VII
«	»	»	15.0	8.6	11.6	14.0	3.0	2.4	1.0	♂-VII
»	»	»	15.0	8.7	11.7	13.7	3.0	2.0	1.3	VII
»	»	»	15.0	7.8	12.0	13.7	4.2	1.7	1.3	I
»	»	»	15.5	7.6	12.6	14.4	5.4	1.8	1.1	I
»	»	.	15.9	8.0	12.4	14.9	4.4	2.5	1.0	♀-VII
»	»	»	16.3	8.8	12.5	15.5	3.7	3.0	0.8	VII

1. Individus ayant commencé leur nouvelle croissance.

Période de ponte	Date de capture	Age	Longu^r totale	$l^1=t^1$	l^2	l^3	l^4	t^2	t^3	t^4	t^5	Sexe
Collioure (*suite*)												
1908-1909	Mars	4	14.4	8.2	12.0	13.2	14.0[1]	3.8	1.2	0.8	0.4	VII
(suite)	1913	»	14.8	7.7	11.6	13.4	14.3	3.9	1.8	0.9	0.5	VII
»	»	»	14.5	7.9	11.5	13.5	14.1	3.6	2.0	1.0	0.5	
1907-1908	»	4½	14.3	9.5	12.6	13.6		3.1	1.0	0.7		I
»	»	»	14.7	9.7	13.2	14.0		3.5	0.8	0.7		VII
»	»	»	14.8	10.0	12.9	14.1		2.9	1.2	0.7		I
»	»	»	14.9	9.8	12.5	14.0		2.7	1.5	0.9		♀-VII
»	»	»	15.0	10.1	13.4	14.3		3.3	0.9	0.7		♂-VII
»	»	»	15.0	10.1	13.0	14.3		2.9	1.3	0.7		♀-VII
»	»	»	14.7	9.8	12.9	14.0		3.1	1.1	0.7		

Date de capture	Longueur totale	$l^1=t^1$	l^2	l^3	t^2	t^3	t^4	Otolithes Longu^r	Otolithes Largeur	Sexe
Concarneau										
Avril 1912	16.5	12.7			3.8			2.73	1.17	
»	17.0	12.7			4.3					♂-V
»	17.0	12.0			5.0			2.79	1.35	♀-V
»	17.0	11.9			5.1			2.67	1.32	♂-VI
»	18.0	13.1			4.9			2.88	1.26	♀-V
»	18.0	14.0			4.0			3.05	1.26	♂-V
»	19.5	13.5			6.0			3.05	1.32	♂-VI
»	17.5	12.8			5.3			2.86	1.28	
»	16.8	11.0	16.5[1]		5.5	0.3		2.35	1.23	♀-V
»	18.0	12.2	17.7		5.5	0.3		2.73	1.32	
»	17.4	11.6	17.1		5.5	0.3		2.54	1.27	
»	18.0	7.9	13.1		5.2	4.9		2.91	1.32	
»	18.8	8.5	15.3		4.8	3.5		2.93	1.32	♀-VI
»	19.5	9.1	15.5		6.4	4.0				♀-VI
»	18.7	8.5	14.6		6.1	4.1		2.92	1.32	
»	18.0	9.8	14.3	1.63	4.5	2.0	1.7	2.85	1.52	♀-V
Automne 1912	14.5	11.3			3.2					
	14.5	12.2			2.3					♂-III
»	15.0	12.3			2.7					♀-II
»	15.0	11.8			3.2					♂-II
»	15.0	11.3			3.7					♀-II
»	15.0	12.3			2.7					♂-III
»	15.0	11.3			3.7					♀-III
»	15.3	11.5			3.7					
»	15.5	13.6			1.9					♀-II
»	15.5	12.4			3.1					♀-III
»	15.5	12.5			3.0					♀-III
»	15.5	12.8			2.7					
»	15.9	12.9			3.0					♀-II
»	16.2	14.3			2.8					
»	15.2	12.3			2.9					
»	15.0	9.6	12.8		3.2	2.2				♂-III

1. Individus ayant commencé leur nouvelle croissance.

ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE
Tome 52, p. 343 à 357, pl. XIV
15 Août 1913

DERMOCYSTIDIUM PUSULA

PARASITE DE LA PEAU DES TRITONS

PAR

CHARLES PÉREZ

Professeur-adjoint à la Sorbonne

SOMMAIRE

Historique et bibliographie (p. 343). Symptômes extérieurs de l'infection (p. 344). Étude du parasite sur frottis (p. 346). Rapports avec l'organisme de l'hôte (p. 348). Guérison des Tritons par énucléation spontanée des pustules. Phagocytose (p. 350). Hypothèses sur la nature du parasite et sur son cycle évolutif (p. 354).
Index bibliographique 356
Explication des planches 357

Historique et Bibliographie

Il y a déjà plusieurs années que j'ai signalé, d'une manière sommaire, l'organisme assez énigmatique qui fait l'objet de ce travail, et que j'avais rencontré aux environs de Bordeaux. Il s'agit d'un parasite de la peau du Triton marbré (*Triton marmoratus* LATREILLE), se présentant sous la forme de kystes sphériques, d'environ 1 millimètre de diamètre, d'un blanc opaque, logés dans le tissu conjonctif sous-cutané, mais apparents à l'extérieur sous l'épiderme qu'ils soulèvent en pustules, et bourrés d'une masse compacte, caséeuse, d'éléments globuleux de 6 à 8 μ.

Pour rappeler le caractère le plus immédiat de cette affection parasitaire, j'avais, dans deux notes préliminaires (**1907**, *a* et *b*), désigné l'organisme qui en est l'agent sous le nom de *Dermocystis pusula*.

M. Albert HASSAL, Assistant au Bureau of Animal Industry de Washington, a eu l'obligeance de me faire remarquer que le nom générique de *Dermocystis* était préoccupé, ayant été déjà attribué par STAFFORD (1905) à un Trématode. J'ai été ainsi conduit à modifier l'appellation primitive (**1908**) et à donner au parasite des Tritons le nom de *Dermocystidium pusula*.

A l'occasion d'une démonstration que je fis de mes préparations au

Congrès de l'Association Française pour l'Avancement des Sciences, tenu à Reims en 1907, M. le professeur HENNEGUY a bien voulu me signaler une observation inédite, qu'il avait faite autrefois, d'un organisme peut-être analogue. En se reportant à ses notes, M. HENNEGUY a pu retrouver les indications suivantes : il s'agissait d'un Têtard d'*Alytes obstetricans* LAUR., ayant hiverné, et qui fut trouvé, au mois de mars 1887, portant tout autour de la queue des taches d'un blanc opaque. A l'examen microscopique, ces taches se montrèrent formées de granulations réfringentes, insolubles dans la potasse et dans l'acide acétique.

Il y a deux ou trois ans, mon collègue et ami, M. le professeur L. LÉGER, de Grenoble, m'a fait part de l'observation qu'il avait faite d'un parasite semblable vivant dans certains cours d'eau du Dauphiné sur les branchies de la Truite, *Trutta fario* L. ; et la comparaison avec quelques préparations, que je lui avais adressées, lui a permis de reconnaître dans ce parasite une autre espèce de *Dermocystidium*. Ces organismes ne sont donc pas restreints au parasitisme chez les Tritons, mais peuvent se rencontrer encore chez d'autres Vertébrés aquatiques.

Enfin, il y a quelques mois, le *Dermocystidium* a été retrouvé en Allemagne, sur un *Triton cristatus* LAUR, et étudié, à l'Institut zoologique de Berlin, par M. Hans MORAL. Celui-ci a eu l'amabilité de me soumettre ses préparations, et j'ai pu constater l'identité de la forme qu'il a rencontrée avec celle que j'avais moi-même antérieurement observée chez le *T. marmoratus*. M. MORAL vient de publier ses observations (**1913**), avec les figures essentielles pour caractériser le parasite.

J'avais, jusqu'ici, tardé à publier mes observations, comptant qu'un heureux hasard me mettrait peut-être un jour sur la voie d'une reconstitution au moins partielle du cycle évolutif. Mais voilà que, pour H. MORAL aussi, cet organisme décevant s'est encore présenté sous la même forme invariable, jusqu'à ce jour la seule rencontrée ; et sans doute est-il susceptible de défier encore longtemps la curiosité des naturalistes. Aussi, me décidé-je à donner ici, de mes anciennes observations, ce qui peut utilement compléter le mémoire de MORAL, d'autant plus que celui-ci est dépourvu d'indications bibliographiques.

Symptômes extérieurs de l'infection

J'ai rencontré le *Dermocystidium*, en 1906 et 1907, dans une mare des environs de Bordeaux, connue dans le pays sous le nom de Lagune de

Gradignan, et que je surveillais régulièrement, en raison de ses intéressantes faune et flore d'organismes inférieurs. C'est là, en particulier, que les Daphnies m'ont présenté leurs embryons parasités par une Chytridinée, le *Blastulidium pædophthorum* Ch. P.

A la fin de l'hiver, les Tritons de la forêt de pins voisine se rendent en foule à la mare pour la reproduction, en particulier les Tritons marbrés. Deux ans de suite, toujours dans les mêmes circonstances (fin février, mars), j'ai capturé d'assez nombreux individus atteints par le parasite. En aucune autre occasion, je n'ai rencontré de Tritons infestés ; la maladie, en particulier, ne semble pas avoir réapparu en 1908.

Fig. 1. Photographie d'un Triton marbré, atteint par le *Dermocystidium*. Quelques pustules sont intactes; d'autres ont crevé spontanément et leur place est marquée par de petites cavités cratériformes.

Le *Dermocystidium* est essentiellement un parasite cutané, et les Tritons atteints se reconnaissent, dès le premier abord, par les pustules plus ou moins nombreuses qui font saillie sur leurs téguments. Ce sont de petits boutons, distribués sporadiquement, d'une façon quelconque, sur toute la surface du corps (fig. 1), éventuellement jusque dans la muqueuse buccale (voile du palais), dépendance morphologique immédiate de la peau. Les organes internes m'ont toujours paru indemnes. Moral, qui n'a eu entre les mains qu'un seul individu de Triton atteint par le *Dermocystidium*, indique la réunion des pustules par petits groupes, et leur absence presque complète sur la face ventrale du corps. L'examen d'un grand nombre d'individus ne me permet pas de

voir dans ces constatations autre chose que des particularités fortuites.

La dimension moyenne des pustules est d'environ 1 millimètre ; certaines ne dépassent guère 0 mm. 5 ; quelques-unes atteignent 1 mm. 5. Ces pustules apparaissent comme dues à la présence d'un petit corps étranger, logé dans la peau à une distance variable de la surface. Si la masse parasitaire est à quelque profondeur dans le tissu conjonctif sous-cutané, elle détermine simplement à l'extérieur un bouton surbaissé, où se continue la pigmentation des régions voisines ; mais si, comme il arrive souvent, la masse parasitaire est plus voisine de la surface, logée immédiatement sous l'épiderme, elle détermine une saillie plus accusée, et sa couleur propre, d'un blanc mat, transparait à travers les quelques assises de cellules épithéliales qui la séparent de l'extérieur. Ce sont ces pustules blanches qui sont le plus immédiatement manifestes (fig. I), et elles m'avaient fait songer, avant tout examen, à des kystes de quelque Sporozoaire, tel qu'une *Glugea* par exemple.

Une ponction ou une pression légère exercée sur la pustule provoque l'énucléation de son contenu, matière blanche, caséeuse, rappelant un peu par son aspect et sa consistance un tubercule miliaire. Mais l'examen microscopique révèle bientôt qu'il ne s'agit ni d'un kyste de Microsporidie, ni d'une collection purulente, mais bien d'éléments parasitaires particuliers, formant cette pâte blanche consistante par leur accumulation dense, les uns à côté des autres.

Étude du parasite sur frottis.

Ces éléments s'étudient au mieux sur des frottis; chacun d'eux constitue une petite sphère (fig. II), dont le diamètre, assez uniforme, peut cependant, de l'une à l'autre, varier entre 8 et 10 μ ; et la majeure partie de son volume est formée par une grosse inclusion réfringente, également sphérique, de 6 à 8 μ de diamètre, et de situation un peu excentrique. Extérieurement, une mince membrane d'enveloppe donne à l'élément un contour apparent bien net et une certaine rigidité superficielle. L'espace annulaire, compris entre cette membrane et la grosse inclusion excentrique, est occupé par un lâche réseau protoplasmique irrégulier ; et, dans la région de la plus grande épaisseur protoplasmique, est logé un noyau, à membrane peu nette, et dont le territoire est presque entièrement occupé par un caryosome unique d'environ 2 μ.

Il était naturel de rechercher quelle peut être la composition chimique

de la volumineuse inclusion ; mais les réactifs simples, susceptibles de donner quelques indications microchimiques, n'ont fourni aucun résultat ; ce n'est ni de la graisse, ni de l'amidon, ni du glycogène. Les tentatives de Moral pour la caractériser ont été aussi infructueuses que les miennes. En l'absence de données précises, je me bornerai à indiquer les résultats de diverses colorations.

Dans les préparations fixées au sublimé acétique ou au picro-formol de Bouin, puis colorées à l'hémalun-éosine, la grosse inclusion se présente assez uniformément teintée en rose vif par l'éosine. Cependant, avec un peu d'attention, on remarque parfois des orbes concentriques, indiquant comme une structure concrétionnée, le centre étant plus foncé, ou au contraire réservé en plus clair.

Dans les préparations colorées au carmin chlorhydrique et différenciées au picro-indigo-carmin, l'inclusion est d'un bleu lavé, tirant au gris vers la surface ; vers l'intérieur au contraire la teinte bleue peut se prolonger jusqu'au centre, ou faire place à un ton plus pourpré, allant même jusqu'au rouge, la différenciation n'ayant pas toujours complètement éliminé le carmin.

Fig. II. Elément de *Dermocystidium*, montrant la grosse inclusion excentrique *r*, le noyau *n*, et les petites inclusions *i*. × 2800.

Le liquide fixateur chromo-platin-osmique de Borrel ne noircit pas les inclusions ; et celles-ci restent, dans les préparations au rouge magenta, picro-indigo-carmin, d'un jaune d'or brillant ou foncé, assez homogène.

C'est surtout la coloration par l'hématoxyline ferrique, après fixation au sublimé ou au Bouin, qui paraît permettre d'analyser plus complètement la structure de l'inclusion. Les orbes concentriques en différents tons de gris, sont plus nets qu'avec aucune autre technique ; et surtout, les régions centrales se teignent en noir intense, d'une façon très polymorphe, formant soit une tache unique régulièrement ronde, ou irrégulière et lobée, soit un groupe de granules, ou bien encore une tache auréolée à centre clair (Pl. XIV, fig. 3, 4 et 5).

De tout cela, il n'y a évidemment rien à tirer de bien concluant. Les affinités colorantes de l'inclusion qui nous occupe sont assez analogues à celles des sphérules, dites albuminoïdes, que l'on observe dans les cellules adipeuses de beaucoup d'Insectes, surtout pendant la métamorphose, et qui sont peu à peu digérées, fournissant des matériaux nutritifs

utilisés dans l'histogénèse imaginale. Je pense qu'il faut également ici considérer l'inclusion sphérique comme une matière de réserve de nature assez complexe. Est-elle d'une composition chimique unique, ou les couches concentriques sont-elles de nature différente ? Il me paraît difficile de trancher la question. Peut-être s'agit-il seulement d'une différence de degré dans l'état de concentration d'une même substance, se prêtant plus ou moins à l'action du réactif différenciateur. Il est évident que, même en l'absence de toute hétérogénéité, le centre de la sphère doit conserver plus longtemps et retenir plus facilement le colorant nucléaire préalablement employé. Les aspects des préparations à l'hématoxyline au fer donnent en particulier tout à fait l'impression d'un polymorphisme qui est, au moins pour une part, imputable aux multiples degrés d'une différenciation qui ne saurait être rigoureusement égale pour tous les éléments voisins.

Outre la grosse inclusion de réserve, certains réactifs mettent en évidence, dans le réticulum protoplasmique, et surtout au voisinage de la membrane externe, à laquelle ils sont parfois accolés, de petits corps figurés variables de nombre et de taille. Le carmin chlorhydrique, en particulier, les colore en rouge vif, exactement comme le caryosome, l'hématoxyline ferrique en noir opaque ; de sorte que l'on pourrait penser qu'il s'agit là de grains de chromatine. Je ne crois pas cependant devoir m'arrêter à cette opinion ; car une différenciation un peu poussée les décolore de la laque de fer notablement plus vite que le caryosome ; et, dans les préparations à l'hémalun, ces grains ne se colorent pas d'une façon sensiblement différente du réseau protoplasmique.

Enfin, en ce qui concerne la membrane externe des parasites, elle est fort mince et ne se distingue pas, dans les préparations colorées, de la couche la plus externe du réseau cytoplasmique. A l'état frais, j'avais vainement essayé les réactifs les plus usuels employés par les botanistes pour caractériser la cellulose ou la callose. Moral n'a pas été plus heureux dans ses tentatives pour déterminer la nature chimique de cette membrane.

Rapports avec l'organisme de l'hôte.

L'étude sur frottis est utilement complétée par l'examen de coupes sériées pratiquées à travers des pustules encore intactes, incluses dans les téguments du Triton. On se rend compte ainsi que le petit tubercule

caséeux est entièrement logé dans le tissu conjonctif sous-cutané (fig. III) et exclusivement formé par une dense accumulation des éléments sphé-

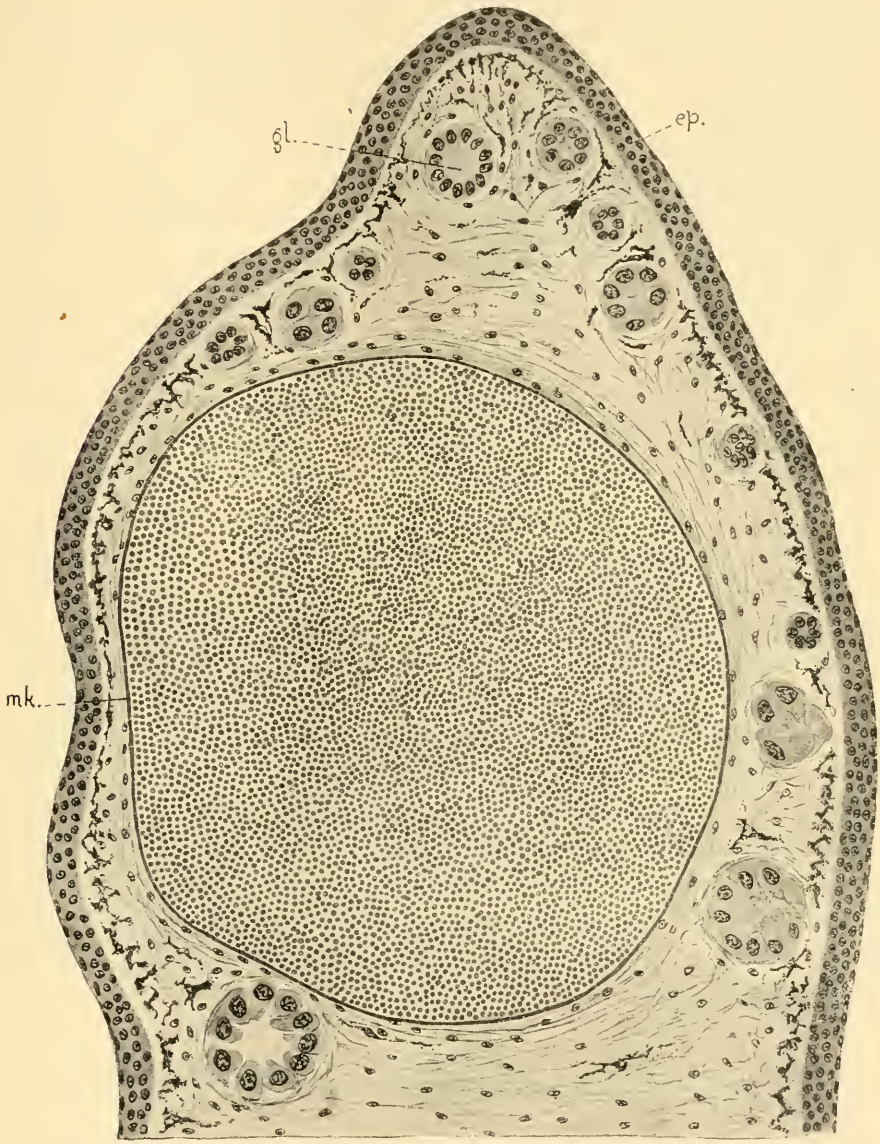


Fig. III. Pustule de *Dermocystidium* dans le tissu conjonctif sous-cutané (crête dorsale) ; *ep*, épiderme ; *gl*, glandes de la peau ; *mk*, membrane kystique générale. × 100.

riques qui viennent d'être décrits. La masse parasitaire ne paraît pas déterminer dans les tissus de l'hôte, d'autres modifications que des défor-

mations mécaniques : compression éventuelle des cryptes glandulaires ou refoulement des chromatophores voisins. Le tissu conjonctif ambiant montre naturellement, dans l'orientation de ses fibres, une disposition plus ou moins concentrique, mais sans aucune infiltration leucocytaire notable, sans aucune apparence de réaction inflammatoire caractérisée.

La pustule tout entière est délimitée, de la façon la plus nette, de son entourage par une membrane continue (fig. III. *mk*). Faut-il voir, dans cette membrane, tout simplement la couche proximale du tissu conjonctif, dont les fibres seraient, à ce niveau, feutrées avec une densité particulière? C'est l'opinion à laquelle s'est arrêté MORAL (**1913**, p. 385). Dans ma note préliminaire (**1907**, *b*), j'avais, tout en envisageant cette hypothèse, pensé qu'il fallait sans doute plutôt attribuer la capsule en propre au parasite ; et je ne puis que maintenir cette attitude dubitative. En effet, dans les préparations à l'hématoxyline, cette membrane conserve assez électivement la laque de fer ; et, d'une manière analogue, le rouge Magenta dans les préparations fixées au liquide de BORREL, tandis que les fibres conjonctives prennent le bleu du carmin d'indigo. MORAL a constaté aussi cette colorabilité un peu spéciale. Mais, surtout, la capsule me paraît aussi bien délimitée du côté externe que du côté interne ; il n'y a pas de transition ménagée, comme on devrait, semble-t-il, l'attendre d'un tissu conjonctif réactionnel, devenant progressivement plus dense au voisinage du parasite. Et l'attribution de la membrane au parasite lui-même expliquerait sans doute mieux l'absence de réaction phagocytaire, alors que celle-ci devient au contraire extrêmement intense, comme nous allons voir, aussitôt que la membrane kystique est rompue. Aucun de ces arguments n'est, je le reconnais, décisif. Un feutrage plus dense de fibres conjonctives peut évidemment entraîner une modification dans la rétention des colorants ; et il faudrait, pour trancher définitivement la question, avoir entre les mains des stades plus précoces de la formation des pustules.

Guérison des Tritons par énucléation spontanée des pustules. Phagocytose.

Les nombreux Tritons marbrés que j'ai observés, atteints par le *Dermocystidium*, ne m'ont point paru spécialement affectés par la maladie. MORAL signale (**1913**, p. 381) que l'unique individu qu'il ait eu entre les mains et qui était d'ailleurs très fortement contaminé, comme on en peut juger par la photographie donnée dans la planche (*Ibid.* pl. XXIX,

fig. 1), présentait des mouvements paresseux et maladroits. Peut-être, d'autres circonstances accessoires intervenaient-elles pour le débiliter. En tout cas, il s'agit d'une maladie généralement bénigne, et dont les Tritons guérissent spontanément par un processus des plus simples. Successivement, les pustules viennent crever à la surface de la peau, la foule des éléments parasitaires est énucléée en masse comme une petite goutte de pus, et il ne reste dans les téguments qu'une excavation cratériforme (fig. I), qui ne tarde pas à se cicatriser.

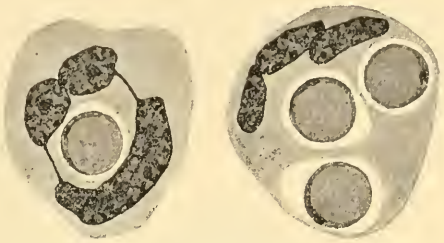


Fig. IV. Phagocytose par les leucocytes polynucléaires. × 1200.

J'ai trouvé dans mes coupes tous les stades de cette énucléation. Elle débute par une rupture de la capsule kystique générale, ce qui va permettre à la masse des éléments parasitaires de fuser vers la surface de la peau. Aussitôt que la rupture est produite (Pl. XIV, fig. 1), on voit se développer autour de la masse parasitaire, entre elle et son logement conjonctif, et spécialement autour des points de rupture, un tissu lâchement réticulé, d'aspect spécial, contenant en ses mailles un certain nombre d'éléments du parasite. L'aspect de ce tissu dans les coupes peut paraître à première vue assez déconcertant (fig. 3) ; mais des frottis en donnent tout de suite l'interprétation. C'est moins un véritable tissu qu'une agglomération assez dense de phagocytes, qui affluent vers les régions de rupture, peuvent même s'insinuer un peu plus avant, dans la masse encore compacte des parasites, et les englobent peu à peu. Les figures IV à VI montrent quelques aspects de cette phagocytose tout à fait typique et

Fig. V. Formation de grosses vacuoles liquides autour des parasites englobés. *p*, granules pigmentaires. × 1200.

mettent en évidence cette particularité assez remarquable que l'agent essentiel de cette résorption est constitué par la catégorie des polynucléaires. Les parasites se manifestent comme des inclusions résistantes, sur lesquelles se moulent souvent les lobes du noyau ; ils peuvent être, ou bien entourés de près par le protoplasme du leucocyte (fig. IV, fig. 7), ou bien baigner au contraire dans une volumineuse vacuole liquide (fig. V, fig. 8). Des décolorations ou des déformations semblent parfois indiquer un début de digestion (fig. 9). D'une façon générale, les inclu-

Fig. VI. Cellules géantes résultant de la fusion des phagocytes. × 1200.

sions de réserve des parasites phagocytés paraissent un peu moins éosinophiles que celles des parasites intacts. Souvent, les phagocytes se fusionnent en cellules géantes (fig. VI) ; et l'aspect présenté par les coupes (fig. 3) n'est pas autre chose en somme que celui d'une tranche pratiquée à travers un vaste plasmode, constitué par les contacts et les anastomoses plus ou moins durables de ces phagocytes. La capsule kystique reste bien perceptible après sa rupture (fig. 3), mais ne semble pas provoquer à son contact un afflux particulier de phagocytes.

Cette première étape phagocytaire peut être accompagnée d'une congestion assez intense des capillaires voisins (fig. 1). Une étape ultérieure est représentée par la figure VII : la masse parasitaire continue nettement à émigrer de son logement primitif dans le tissu conjonctif et, chassée sans doute par l'élasticité de ce tissu, à s'énucléer sous la peau, qu'elle

commence à distendre. La figure montre même un stade encore plus avancé : toute la masse parasitaire a émigré sous l'épiderme, qui ne tardera plus à se rompre, et il reste, au milieu du tissu conjonctif, un territoire qui

Fig. VII. Stade assez avancé de l'énucléation spontanée d'une pustule. La membrane kystique *mk* a été rompue, permettant l'afflux des phagocytes qui sont en grande majorité fusionnés en un plasmode réticulé *ph* ; quelques-uns se sont insinués plus profondément dans la masse des parasites ; et celle-ci fuse sous l'épiderme *ep*, qu'elle commence à distendre. × 110.

marque la place primitive de la pustule et où quelques éléments parasitaires persistent encore, dans les vacuoles du plasmode phagocytaire.

Hypothèses sur la nature du parasite et sur son cycle évolutif.

Il me paraît assez naturel de supposer que cette énucléation spontanée ne doit pas être seulement considérée, au point de vue du Triton, comme un processus d'élimination du parasite et de guérison, mais qu'on doit y voir aussi une circonstance adaptative, représentant pour le parasite lui-même une des étapes nécessaires de son cycle. Tout paraît en effet concorder pour faire voir, dans le stade unique du *Dermocystidium* que nous connaissons jusqu'ici, le terme ultime de son évolution dans l'hôte infesté, une sorte de « spore » durable, dont le rejet dans le milieu extérieur assure la dissémination, et prépare l'infection possible ultérieure d'hôtes nouveaux. En effet, deux années consécutives, la maladie s'est manifestée, dans la même station, à des époques correspondantes. Tous les Tritons atteints présentaient exactement la même étape de l'infection ; toutes les pustules examinées, quel que fût leur diamètre, ont toujours fourni invariablement les mêmes corpuscules, à membrane résistante, à grosse inclusion de réserve, à noyau unique en repos ; jamais rien qui semblât indiquer une prolifération actuelle. C'était la fin d'une épidémie. Conservés en chambre humide, les éléments parasitaires n'ont présenté au bout de plusieurs jours aucune modification. Il ne semble donc pas qu'ils soient appelés, au moins d'une façon immédiate, à une évolution ultérieure dans l'eau où ils viennent d'être abandonnés. Les essais de culture tentés par Moral (**1913**, p. 383) n'ont eu aucun succès, non plus que des inoculations directes à la peau d'autres animaux, Tritons ou Axolotls. Et, en effet, nous avons vu combien ces « spores » sont activement phagocytées aussitôt qu'elles sont libres et nues. Les observations que j'ai pu faire dans la nature, à la Lagune de Gradignan, n'ont jamais rien fourni qui parût un indice en faveur d'une contagion actuelle directe de Triton à Triton. Il ne semble donc pas que l'infection de ces animaux puisse se faire directement de l'extérieur, du moins par la forme jusqu'ici connue du parasite. La présence des pustules dans la profondeur du derme, antérieurement à leur rupture, fait au contraire penser à une infection par la voie interne, sans doute par l'intermédiaire des voies digestives. Aussi, ai-je été tout naturellement amené à introduire expérimentalement des « spores » dans l'intestin d'un certain nombre de Tri-

tons, en les projetant dans leur œsophage à l'aide d'une pipette de verre. Mais les parasites furent retrouvés sans modification dans les excréments et les Tritons demeurèrent indemnes. MORAL a renouvelé ces expériences, en particulier sur des larves de Tritons, mais avec le même insuccès. On peut donc se demander si, avant de pouvoir contaminer de nouveaux Tritons, le parasite ne doit pas subir dans le milieu extérieur les éventualités d'une longue attente, gelées de l'hiver ou dessiccation de l'été, ou même si la fermeture de son cycle évolutif n'implique pas l'intervention d'un second hôte, Daphnie ou Copépode par exemple, qui mangerait les spores et serait ensuite mangé par le Triton. Je n'ai pas eu le loisir d'instituer des expériences dans cette voie.

Quelques mots enfin sur la place systématique que l'on peut essayer d'attribuer au *Dermocystidium*. Malgré l'état unicellulaire des « spores », je ne crois pas que l'on puisse songer à un Protiste proprement dit. Un argument important à invoquer contre cette assimilation me paraît être fourni par les circonstances signalées plus haut de la phagocytose. On sait, en effet, que les microbes Protozoaires sont invariablement phagocytés par les leucocytes mononucléaires ou macrophages. Nous avons vu, au contraire, que le *Dermocystidium* est exclusivement englobé par les polynucléaires. Et ceux-ci, outre leur rôle général bien connu de résorption des Microbes Bactéries, participent aussi dans certains cas (Sporotrichose par exemple) à la résorption des Champignons.

L'aspect du noyau me porterait assez à considérer le *Dermocystidium* comme un Champignon ; les résultats négatifs fournis par les réactifs usuels de la cellulose et de la callose ne sauraient suffire à exclure cette hypothèse ; on sait, en effet, que, dans les groupes inférieurs de cet embranchement, les membranes sont souvent constituées par des substances moins nettement caractérisées.

On a souvent rencontré, dans l'intestin de divers animaux, et des Batraciens en particulier, des formations problématiques, interprétées par beaucoup d'auteurs comme des kystes de Flagellés. ALEXEIEFF, qui s'était d'abord rallié à cette manière de voir (**1910**), est revenu ensuite sur cette opinion (**1911**) et les considère aujourd'hui comme des Ascomycètes voisins des Levures, auxquels il donne le nom de *Blastocystis enterocola* AL. Il suggère en outre leur parenté possible avec le *Dermocystidium*. Il est indéniable qu'une communauté d'aspect rapproche les

« spores » de *Dermocystidium* des « kystes primaires » de *Blastocystis ;* mais l'analogie ne se poursuit pas jusque dans le détail : la structure nucléaire est différente ; la grosse inclusion des *Blastocystis* est homogène, sans doute constituée par du glycogène ; il n'y a pas de capsule gélifiée chez le *Dermocystidium.* Mais, surtout, les kystes primaires de *Blastocystis* présentent des noyaux en nombre variable, et des phénomènes de multiplication plasmotomique, rappelant le bourgeonnement des Levures. Rien d'analogue n'a jusqu'ici été observé chez le *Dermocystidium.*

Le *Dermocystidium* présente aussi quelque analogie d'aspect avec certaines formes de Levures pathogènes que l'on rencontre enkystées dans les tumeurs provoquées par ces Champignons. Mais dans ces formes, où les granulations métachromatiques se sont éventuellement condensées en une grosse inclusion unique, la membrane est devenue très épaisse, le noyau invisible, tous caractères qui s'opposent à ceux du *Dermocystidium.*

Et, outre que le *Dermocystidium* n'a jusqu'ici présenté ni des aspects de blastogénèse, ni surtout rien de comparable à une formation d'ascospores, qui justifieraient d'une manière concluante son annexion aux Levures, nous ne savons même pas d'où provient cette multitude de spores qui remplit chaque pustule. Rien jusqu'ici n'empêche de supposer que tous ces éléments aient pu prendre naissance simultanément, comme naissent des spores sœurs, dans un sporange de Myxomycète. Elles représenteraient alors le résultat du morcellement d'un corps végétatif volumineux, autour duquel se serait formé la capsule d'enveloppe qui limite la pustule ; et cette éventualité écarterait tout rapprochement avec les Levures.

Il me paraît prudent d'attendre de nouvelles constatations de faits, avant de vouloir étayer des hypothèses plus précises, et même avant de vouloir fixer les caractéristiques essentielles du genre *Dermocystidium.*

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE :

1910. Alexeieff (A.). Sur les « kystes de *Trichomonas intestinalis* » dans l'intestin des Batraciens. *Bulletin scientifique de la France et de la Belgique.* t. 44, 1910 (339-355, 2 fig. pl. 8).

1911. Alexeieff (A.). Sur la nature des formations dites « kystes de *Trichomonas intestinalis* ». *C. R. Société de Biologie.* t. 71, 1911 (296-298, 1 fig.).

1913. Moral (Hans.). Ueber das Auftreten von *Dermocystidium pusula* (Pérez),

einem einzelligen Parasiten der Haut des Molches bei *Triton cristatus*. *Arch. f. mikrosk. Anat.* t. 81, 1913 (381-393, pl. 29).

1907 *a*. Pérez (Charles). Sur un parasite nouveau de la peau des Tritons. *Associat. Franç. pour l'Avancement des Sc.* Congrès de Reims, 1907, t. 1 (p. 257).

1907 *b*. Pérez Ch. *Dermocystis pusula*, organisme nouveau parasite de la peau des Tritons. *C. R. Société de Biologie*. t. 63, 1907 (445-447).

1908. Pérez Ch.. Rectification de nomenclature à propos de *Dermocystis pusula*. *Ibid.* t. 64, 1908 (p. 738).

EXPLICATION DE LA PLANCHE XIV

Dermocystidium pusula Ch. Pérez

Fig. 1. Pustule encore logée dans le tissu conjonctif sous-cutané du Triton, peu après le début de la rupture de la membrane kystique générale, *mk*. On constate une certaine congestion des capillaires sanguins avoisinants ; en outre, un afflux considérable de leucocytes polynucléaires a déterminé la formation d'un plasmode phagocytaire réticulé, *ph.*, interposé entre la masse compacte des parasites et son logement conjonctif. Les régions de rupture de la membrane générale sont nettement les centres de dispersion à partir desquels les parasites sont entraînés dans les régions plus éloignées du plasmode Par ces régions de rupture, quelques phagocytes s'insinuent aussi un peu plus profondément dans la masse parasitaire. Bouin. Hémalun éosine. Les parasites sont représentés, à ce grossissement faible, d'une manière simplifiée par leur seule inclusion éosinophile. × 110.

Cette figure a été retournée par le lithographe ; elle devrait être rétablie le haut en bas pour avoir une orientation homologue de celle de la figure 2.

Fig. 2. Petite pustule, à un stade déjà assez avancé d'énucléation. La masse parasitaire a fusé sous l'épiderme, *ep*, qu'elle distend, et dont elle va bientôt déterminer la rupture. Dans le tissu conjonctif sous-jacent, on retrouve encore le plasmode phagocytaire réticulé, *ph*, qui marque le logement primitif de la pustule. Bouin. Hémalun-éosine. × 110.

Fig. 3. Portion du plasmode phagocytaire, à un stade tel que celui de la figure 1, au voisinage d'un point de rupture de la membrane kystique, *mk*. *D. Dermocystidium* inclus dans les vacuoles du plasmode ; *ph.* noyau de phagocyte polynucléaire. Bouin. Hématoxyline ferrique. × 1200.

Fig. 4. Eléments de *Dermocystidium* montrant divers aspects de l'inclusion de réserve, *r* ; *n*, noyau ; *i*, inclusions colorables dans le cytoplasme. Bouin. Hématoxyline ferrique. × 2000.

Fig. 5. Deux autres aspects de l'inclusion de réserve. Les inclusions du cytoplasme sont moins colorées. × 2000.

Fig. 6. Un élément de *Dermocystidium*. Bouin. Hémalun éosine. × 2000.

Fig. 7. Un parasite englobé par un polynucléaire. Hémalun éosine. × 1200.

Fig. 8. Deux parasites englobés dans une même volumineuse vacuole d'un polynucléaire. × 1200.

Fig. 9. Plusieurs parasites inclus dans un même phagocyte ; l'un d'eux présente une décoloration, un autre une déformation, qui indiquent sans doute un début de digestion. × 1200.

ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE
Tome 52, p. 359 à 386.
20 Septembre 1913

BIOSPEOLOGICA

XXX[1]

ARANEAE ET OPILIONES

QUATRIÈME SÉRIE

PAR

E. SIMON

TABLE DES MATIÈRES

Araneae. DICTYNIDAE. — *Amaurobius ferox* (De Geer) (p. 360). — *A. fenestralis* Ströem (p. 360).
SICARIIDAE. — *Loxosceles* sp. ? (p. 360).
LEPTONETIDAE. — *Leptoneta convexa* E. Sim. (p. 360). — *L. leucophthalma* E. Sim. (p. 361). — *L. infuscata* E. Sim. (p. 361). — *L. Proserpina manca* L. Fage (p. 362). — *L. crypticola* E. Sim. (p. 362). — *Telema tenella* E. Sim. (p. 362).
DYSDERIDAE. — *Rhode biscutata* E. Sim. (p. 362). — *Harpactes Hombergi* (Scopoli) (p. 363). — *Harpactes*... sp. (p. 363). — *Dysdera crocata* C. Koch (p. 363). — *Stalitochara* nov. gen. (p. 363). — *S. kabiliana* n. sp. (p. 363).
PHOLCIDAE. — *Pholcus phalangioides* (Fuessly) (p. 364).
ARGIOPIDAE. — LINYPHIINAE. — *Diplocephalus lusiscus* E. Sim. (p. 365). — *Tapinocyba subitanea* (O. P. Cambridge) (p. 365). — *Blaniargus* nov. gen. (p. 365). — *B. Cupidon* n. sp. (p. 365). — *Lessertia dentichelis* (E. Sim.) (p. 366). — *Scotargus* n. gen. (p. 366). — *S. pilosus* n. sp. (p. 367). — *Centromerus prudens* (O. P. Cambridge) (p. 367). — *Cryptocleptes paradoxus* E. Sim. (p. 367). — *Porrhomma Proserpina* E. Sim. (p. 368). — *P. myops* E. Sim. (p. 368). — *Lephthyphantes leprosus* (Ohlert (p. 369). — *L. pallidus* (O. P. Cambridge) (p. 369). — *L. angustiformis* (E. Sim.) (p. 369). — *L. alutacius* E. Sim. (p. 369). — *L. Sancti-Vicenti* (E. Sim.) (p. 370). — *L. labilis* n. sp. (p. 370). — *L. miti* n. sp. (p. 371). — *L. venereus* n. sp. (p. 372). — *Taranucnus Orphaeus* E. Sim. (p. 372). — *T. Marqueti* E. Sim. (p. 372). — *T. affirmatus* n. sp. (p. 373). — *Troglohyphantes pyrenaeus anophthalmus* E. Sim. (p. 374). — *T. nyctalops* E. Sim. (p. 374). — *T. afer* n. sp. (p. 374).
TETRAGNATHINAE. — *Meta Menardi* (Latreille) (p. 375). — *M. Merianae* (Scopoli) (p. 375). — *Nesticus cellulanus* (Clerck) (p. 376). — *N. Eremita* E. Sim. (p. 376). — *N. noctivaga* n. sp. (p. 377).
CLUBIONIDAE. — *Brachyanillus* n. gen. (p. 377). — *B. liocraninus*, n. sp. (p. 378).
AGELENIDAE. — *Tegenaria pagana* C. Koch. (p. 379). — *T. Racovitzai* E. Sim. (p. 380). — *Tetrilus arietinus* Thorell (p. 381). — *Chorizomma subterraneum* E. Sim. (p. 381). — *Chorizomma*... sp. (p. 381). — *Iberina Mazarredoi* E. Sim. (p. 382).
Opiliones. PHALANGODIDAE. — *Phalangodes Querilhaci* (H. Lucas) (p. 382). — *P. Lespesi* (H. Lucas) (p. 382). — *P. clavigera* E. Sim. (p. 383).
PHALANGIIDAE. — *Liobunum religiosum* E. Sim. (p. 383). — *L. biseriatum* Raever (p. 383). — *Nelimus nigripalpis* E. Sim. (p. 383).
ISCHYROPSALIDAE. — *Ischyropsalis pyrenaea* E. Sim. (p. 383). — *I. petiginosa* n. sp. (p. 384).
NEMASTOMATIDAE. — *Nemastoma bacilliferum* E. Sim. (p. 384). — *N. bacilliferum simplex* n. subsp. (p. 385). — *N. pyrenaeum* E. Sim. (p. 385). — *N. sexmucronatum* E. Sim. (p. 385). — *N. maarebense* n. sp. (p. 385). — *N. manicatum* n. sp. (p. 386).

1. Voir pour BIOSPEOLOGICA I à XXIX, ces ARCHIVES, tome VI, VII, VIII et IX de la 4e série et tome I, II, IV, V, VI, VII, VIII, IX et X de la 5e série.

Ordo ARANEAE

Familia DICTYNIDAE

On ne peut citer que pour mémoire un certain nombre d'*Amaurobius* trouvés accidentellement dans plusieurs grottes, mais n'ayant rien de commun avec la faune cavernicole :

Amaurobius ferox (DE GEER), des Souterrains de Pont-Saint-Esprit, départ. du Gard (France) (19. V. 1911) n° 443.

Amaurobius fenestralis STROÊM, de la grotte du Pont-la-Dame, dép. des Hautes-Alpes (France) (28. III. 1911) n° 419.

Enfin deux jeunes indéterminables, l'un de la grotte de Combarelles, départ. de la Dordogne (France) (VIII. 1910) n° 400 ; l'autre de la Baume Mayol, départ. des Alpes-Maritimes (France) (7. III. 1911) n° 469.

Familia SICARIIDAE

1. Loxosceles.... sp. ?

Jeune indéterminable.

Maroc : Ifri Bou Rezg, Oued Cefrou, territoire des Beni Snassen (27. XI. 1909), n° 333.

Familia LEPTONETIDAE

En 1913, M. L. FAGE a publié dans ces Archives (5e série X, p. 479 à 576, pl. 43 à 53) un travail d'ensemble sur cette famille, dans lequel sont comprises les espèces faisant partie de la 4e série. Nous nous contenterons de donner ici la liste de ces espèces et de leurs habitats, renvoyant pour plus de détails à la Monographie de M. L. Fage.

2. Leptoneta convexa E. Simon.

L. FAGE, in Arch. zool. Expér. (5), x, 1913, p. 521, tab. 49 et 50, ff. 22 à 43.

Départ. de l'Ariège (*France*). — Seconde petite grotte de Liqué, comm. de Moulis, cant. de Saint-Girons (3. X. 1909), n° 337.

Cette espèce n'est connue que du département de l'Ariège ; où elle n'a jamais été trouvée en dehors des grottes.

3. Leptoneta leucophthalma E. Simon.

L. Fage, loc. cit., p. 531, tab. 50 et 51, ff. 58 à 61.

Prov. de Lerida (*Espagne*). — Forat Negre, près Serradell, partido de Tremp (27. VIII. 1910), nº 379.

Forat la Bou, près Serradell, partido de Tremp (27. VIII. 1910), nº 380 et (16. VI. 1911), nº 446.

Cova de Toralla, près Toralla, partido de Tremp (28. VIII. 1910), nº 381.

Prov. de Huesca (*Espagne*). — Forau de la Drolica, près Sarsa de Surta, partido de Boltaña (26. VI. 1911), nº 458.

N'a été rencontré que sur le versant espagnol des Pyrénées dans les provinces de Huesca et de Lérida.

4. Leptoneta infuscata E. Simon.

L. Fage, loc. cit. 1913, p. 536, tab. 51 et 53, ff. 72 à 92.

Forma *typica*

Départ. de l'Ariège (*France*). — Grotte de Sainte-Hélène, près de Foix, cant. de Foix (3. I. 1911), nº 416.

Grotte de Fontanet, près Ornolac, cant. de Tarascon (4. I. 1911), nº 417.

Prov. de Barcelona (*Espagne*). — Cova fosca de Gavá, partido de San Feliu de Llobregat (10. X. 1910), nº 401.

Forma *L. infuscata Minos* E. Simon

Départ. des Pyrénées-Orientales (*France*). — Grotte des Voleurs, près de Caudiès, cant. de Saint-Paul-de-Fenouillet (5. VII. 1910), nº 354.

Forma *L. infuscata iberica* L. Fage

l. c. 1913, p. 540.

Prov. de Lerida (*Espagne*). — Cova de Vinyoles, près Cavà, part. de Seo de Urgel (23. VIII. 1910), nº 377.

Forat la Bou, près Serradell, part. de Tremp (27. VIII. 1910), nº 380 et (16. VI. 1911), nº 446.

Forat del Or, Llimiana, part. de Tremp (31. VIII. 1910), nº 383.

Cova negra de Trago, près Trago-de-Noguera, part. de Balaguer (2. IX. 1910), nº 384.

Prov. de Huesca (*Espagne*). — Forato de los Moros, Jinuavel, part. de Boltaña (23. VI. 1911), nº 455.

Esplluga de Barrau, Jinuavel, part. de Boltaña (23. VI. 1911), n° 456.

Cuevas de Buerba, Buerba, part. de Boltaña (24. VI. 1911), n° 457.

Cuevas de Chaves, près Bastaras, part. de Huesca (29. VI. 1911), n° 461.

5. Leptoneta Proserpina manca L. Fage.

loc. cit. 1913, p. 540.

A typo differt oculis haud nigro-limbatis, posticis punctiformibus vel obsoletis.

Départ. des Alpes-Maritimes (*France*). — Grotte D du Baou-des-Blancs, comm. et cant. de Vence (26. II. 1911), n° 470.

Nota. — Nous avons décrit la forme type de la grotte de Laura, près Castillon (in. Biospeol. ser. 1, p. 540).

6. Leptoneta crypticola E. Simon.

L. Fage loc. cit. 1913, p. 548, tab. 52 et 53, ff. 111 à 120.

Forma *typica*

Départ. des Alpes-Maritimes (*France*). — Grotte d'Albarea, comm. et cant. de Sospel (8. IV. 1911), n° 432.

Forma *L. crypticola simplex* L. Fage

loc. cit. p. 549.

Départ. des Alpes-Maritimes (*France*). — Baoumo dou Cat, comm. de Daluis, cant. de Guillaumes (27. II. 1911), n° 473.

7. Telema tenella E. Simon.

In. Ann. Soc. ent. Fr. 1882, p. 205.

Départ. des Pyrénées-Orientales (*France*). — Grotte d'en Brixot, près La Preste, cant. de Prats-de-Mollo (1. VI. 1911), n° 444.

Découvert dans la même grotte en 1881.

Familia **DYSDERIDAE**

8. Rhode biscutata E. Simon.

In Ann. Soc. ent. France 1893, p. 306.

Départ. d'Alger (*Algérie*). — Rhar Yaanen, comm. du Camp-du-Maréchol (3. XI. 1908), n° 349.

Nous connaissions déjà l'espèce de Yakouren en Kabylie (Dr Ch. Martin) et de la forêt de l'Edough près Bône. Sa capture dans une grotte ne peut être qu'accidentelle.

9. Harpactes Hombergi (Scopoli).

Départ. de l'Isère (France). — Grotte supérieure de Bournillon, près Chatelus, cant. de Pont-en-Royans (31. III. 1911), n° 425.

Espèce commune dans toute l'Europe, dans les mousses et sous les écorces, certainement accidentelle dans la grotte.

10. Harpactes.... sp ?
non déterminable (1).

Maroc. — Ifri Bou Rezg. Oued Cefrou, territoire des Beni Snassen (27. XI. 1909), n° 333.

11. Dysdera crocata C. Koch.

Iles Baléares (Espagne). — Caverna de Belver, part. de Palma de Mallorca (IX. 1910), n° 412.

Départ. du Gard (France). — Souterrains de Pont-Saint-Esprit, comm. et cant. de Pont-Saint-Esprit (19. V. 1911), n° 443.

Sans doute accidentel dans ces grottes ; espèce commune dans toute l'Europe méridionale surtout occidentale.

STALITOCHARA, nov. gen.

A *Dysdera* cui affinis est, differt oculis sex minutissimis, inter se late distantibus, aream transversam multo latiorem quam longiorem occupantibus, quatuor posticis, superne visis, in lineam procurvam, mediis a lateralibus quam inter se multo remotioribus, unguibus tarsorum binis, saltem posticis, tenuioribus et longioribus.

Les autres caractères sont ceux des *Dysdera*, de même que le faciès et la coloration.

12. Stalitochara kabiliana, sp. nov.

♀. — Long. 12-14 mm. Cephalothorax fusco-ravidus postice leviter et sensim dilutior, omnino subtiliter coriaceo-opacus, longus, antice vix attenuatus, fronte late truncata, sat humilis sed parte cephalica leviter convexa, parte thoracica stria media carente sed in medio levissime depresso-canaliculata, area oculorum leviter convexa, ovato transversa.

1. Les *Harpactes*, assez nombreux dans le Nord de l'Afrique, ne sont guère connus que par les mâles, nous ne savons rien des caractères des femelles.

Oculi minutissimi (praesertim medii) depigmentati et punctiformes, quatuor postici, superne visi, in lineam vix procurvam, medii inter se spatio oculo circiter aequanti separati, a lateralibus spatio plus quadruplo majore remoti, oculi laterales antici a posticis spatio oculo non angustiore separati. Clypeus sat latus, verticalis, planus sed tenuiter marginatus. Sternum fulvo-rufulum, subtilissime coriaceo-opacum, granulis nigris parvis setiferis, praesertim postice, conspersum. Chelae et partes oris fusco-ravidae, chelae robustae, longae et proclives, ad basin et extus granulis parvis nigris setiferis munitae, margine inferiore sulci piloso et mutico, margine superiore dentibus binis, inter se latissime remotis, apicali majore recto et acuto, instructo. Abdomen anguste ovatum, cinereo-albido-testaceum. Pedes longi et robusti, flavo-testacei, pilis tenuibus et longis vestiti, coxis longis, patellis quatuor anticis longissimis, tarsis brevibus et robustis. Pedes quatuor antici omnino mutici. Postici femoribus muticis, tibiis aculeis parvis apicalibus binis subtus munitis, tibiis 3i paris aculeo laterali interiore submedio, tibiis 4i paris utrinque aculeo laterali munitis, metatarsis aculeis brevioribus sat numerosis armatis atque subtus, in parte apicali, scopula nigra vestitis. Ungues tenues, valde curvati atque acuti, serie dentium parvorum 12-20 contiguorum, in pedibus anticis fere usque ad apicem ductis, in posticis tertiam partem apicalem haud superantibus, ad marginem interiorem, parvis et contiguis sed basalibus binis (saltem in pedibus posticis) reliquis majoribus. Pedes-maxillares feminae flavo-testacei, patella longa et convexa, tibia patella circiter aequilonga, paulo angustiore et leviter arcuata, tarso tibia vix longiore, crebrius piloso, apicem versus attenuato.

Fig. 1. — *Stalitochara kabiliana* E. S.
Front et yeux vus en dessus.

Départ. d'Alger (*Algérie*). — Ifri Bou Anou, dans le Douar Iboudrarène, comm. de Michelet-Djurdjura (23. VI. 1908), nº 346.

Ifri Bou Arab, Aït-Ali, comm. de Dra-el-Mizan (17. VI. 1909), nº 350.

Familia **PHOLCIDAE**

13. Pholcus phalangioides (Fuessly).

Départ. de la Drôme (*France*). — Grotte Saint-Nazaire-en-Royans, cant. de Bourg-de-Péage (30. III. 1911), nº 422.

Départ. du Gard (*France*). — Souterrains de Pont-Saint-Esprit, comm. et cant. de Pont-Saint-Esprit (19. V. 1911), nº 443.

Familia **ARGIOPIDAE**

Subfamila **Linyphiinae**

14. Diplocephalus lusiscus (E. Simon).

(Pour la synonymie cf. 1re série p. 541).

Départ. des Hautes-Pyrénées (*France*). — Grotte de Gerde, comm. et cant. de Bagnères-de-Bigorre (15. VII. 1910), nº 367.

Grotte d'Asque, cant. de Labarthe-de-Neste (16. VII. 1910), nº 369.

Nous l'avions précédemment indiqué de plusieurs grottes de l'Ariège, des Hautes-Pyrénées et des Basses-Pyrénées.

15. Tapinocyba subitanea (O. P. Cambridge).

Walckenaera subitanea CAMBR., in Ann. Nat. Hist. (4) XVI, 1875, p. 239, tab. 9, f. 7.
Tapinocyba subitanea E. SIMON, Ar. Fr. V, p. 783, ff. 697-699.

Prov. de Huesca (*Espagne*). — Cueva Fornazos, près Espés, partido de Benabarre (20 VI. 1911), nº 454.

Espèce non cavernicole, commune dans les mousses et les détritus, en France, en Allemagne et en Angleterre.

BLANIARGUS, nov. gen.

Ab *Acartauchenio* differt oculis sex (mediis anticis omnino obsoletis), minutissimis, vix perspicuis albis, posticis, superne visis, in lineam rectam, mediis a lateralibus quam inter se plus duplo remotioribus, lateralibus utrinque inter se disjunctis.

Ce nouveau genre se rattache au petit groupe des *Acartauchenius*, dont toutes les espèces sont lucifuges et myrmécophiles; il diffère essentiellement des *Thyreosthenius* et *Adelauchenius* par ses yeux postérieurs en ligne droite, des *Acartauchenius* par ses yeux médians postérieurs beaucoup plus rapprochés l'un de l'autre que des latéraux, ses yeux latéraux de chaque côté disjoints et ses yeux médians antérieurs complètement oblitérés.

16. Blaniargus Cupidon, sp. nov.

♀. — Long. 1 mm. ½. Cephalothorax sternum chelaeque fulvo-rufula, subtiliter coriacea et opaca sed parte cephalica laeviore et nitida. Cepha-

lothorax ovatus, parte cephalica parum attenuata, lata et convexa. Oculi sex minutissimi aequi albi, quatuor postici, superne visi, in lineam latissimam, leviter recurvam, medii inter se spatio oculo plus duplo latiore distantes, a lateralibus saltem duplo remotiores. Oculi laterales utrinque disjuncti, in lineam valde obliquam ordinati. Chelae robustae, margine superiore sulci dentis 3 vel 4 sat longis instructo, margine inferiore mutico vel submutico. Abdomen breviter ovatum, albidum, parce et breviter pilosum. Pedes pallide lutei, modice longi, sat robusti sed metatarsis tarsisque gracilibus, tarsis anticis metatarsis haud vel vix brevioribus, tenuiter et sat longe pilosi sed setis spiniformibus carentes. Plaga genitalis magna, latitudinem epigastri fere totam occupans, duriuscula, nigra, in medio in tuberculum semicirculare elevata, hoc tuberculum antice planum, postice in foveam magnam fulvam transversim ovatam profunde excavatum.

Départ. des Hautes-Pyrénées (*France*). — Grotte de Castel Mouly, comm. et cant. de Bagnères-de-Bigorre (13. VII. 1910), n° 364.

17. Lessertia dentichelis (E. Simon).

Tmeticus dentichelis E. Simon, Ar. Fr. V, 1884, p. 390, ff. 167-169.
Macrargus simplex Fr. Cambridge, in Ann. Nat. Hist. (6) X, 1892, p. 383, tab. 20, f. 5, A. B. C. D.
Lessertia dentichelis E. Simon, Biospeologica, 3e sér. 1911, p. 185.

Prov. de Huesca (*Espagne*). — Solencio de Morrano, près Morrano, part. de Huesca (28. VI. 1911), n° 460.

Solencio de Bastaras, près Bastaras part. de Huesca (29. VI. 1911), n° 462.

Nous l'avons cité dans la 3e série p. 183 de diverses grottes de l'Ardèche du Gard et de l'Ariège.

Cette espèce, plutôt lucifuge que cavernicole et assez répandue en France, n'avait pas encore été signalée d'Espagne.

SCOTARGUS, nov. gen.

A *Macrargo* cui affinis est, differt imprimis area oculorum mediorum paulo latiore postice quam longiore, chelarum margine superiore dentibus trinis acutis et sat longis (ultimo reliquis paulo minore) ad radicem unguis sat remotis, margine inferiore dentibus minoribus 3 vel 4 instructis. A *Centromero* differt femoribus anticis aculeo interiore carentibus sed subtus, ad marginem interiorem, setis longis tenuissimis trinis uniseriatis et fere aequidistantibus munitis.

Nous ne connaissons pas le mâle.

18. Scotargus pilosus, sp. nov.

♀. — Long. 3 mm. Cephalothorax, chelae, sternum pedesque pallide fulvo-rufescentia. Abdomen cinereo-testaceum, nitidum, pilis albidis tenuibus et longis conspersum. Cephalothorax laevis et nitidus, linea marginali carens, parte cephalica sat lata et convexa, oculi tenuiter et singulariter nigro-cincti, postici aequi, in lineam plane rectam, medii a lateralibus quam inter se vix remotiores. Oculi antici in lineam rectam, medii reliquis oculis multo minores, area oculorum mediorum paulo latior postice quam longior et multo latior postice quam antice. Clypeus area oculorum latior, planus, paulum obliquus. Chelae fere laeves. Pedes robusti, granulis nigris, minutissimis, subseriatis, longe piliferis muniti, setis erectis patellarum et tibiarum articulis longioribus, in pedibus anticis tenuibus, in posticis validioribus. Tuberculum genitale rufum et nitidum, maximum, superne visum semicirculare, antice rotundum postice truncatum, convexum, lineis vel costis binis nigris et granulosis, postice convergentibus notatum, postice visum, foveolis binis albido-membranaceis, septo rufulo lato divisis, impressum.

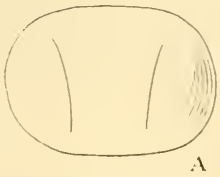


Fig. 2. — *Scotargus pilosus* E. Simon.
A, tubercule génital vu en dessus.
B, tubercule génital vu par la face postérieure.

Prov. de Huesca (*Espagne*). — Forau de la Drolica, près Sarsa de Surta, part. de Boltaña (26. VI. 1911), nº 458.

19. Centromerus prudens (O. P. Cambridge).

Linyphia prudens O. P. Cambridge, in Tr. Linn. Soc. Lond., XXVIII, 1872, p. 538, tab. 46, f. 9.
Tmeticus prudens E. Simon, Ar. Fr. V (2) 1882, p. 409, ff. 188-189.

Prov. de Huesca (*Espagne*). — Grallera de Estadilla, part. de Tamarite (2. VII. 1911), nº 463.

Espèce habituellement non cavernicole, commune dans la région pyrénéenne surtout occidentale.

20. Cryptocleptes paradoxus E. Simon.

Ar. Fr. V. 1882, p. 352.

Prov. de Lerida (*Espagne*). — Cova fosca de Villanova, près Villanova de Meya, part. de Balaguer (8. IX. 1910), nº 389.

Se trouve aussi en France dans les grottes de l'Ardèche, du Gard et de la Drôme.

Nota. La réduction des yeux par suite de l'habitat exclusivement cavernicole, paraît se faire d'une manière irrégulière ; ces yeux sont normalement au nombre de huit, mais chez certains individus, il est réduit à six, par l'oblitération, de chaque côté, de l'œil latéro-postérieur. Ce caractère, auquel je donnais autrefois une valeur générique[1] est individuel, comme j'ai pu m'en convaincre dans la grotte de Vallon (Ardèche) où les individus sénoculés et octoculés se trouvent ensemble.

21. Porrhomma Proserpina E. Simon.

Départ. des Basses-Pyrénées (*France*). — Grotte de Bétharram, près Arthez et Asson, cant. de Nay (10. VII. 1910), n° 360.

Prov. de Tarragona (*Espagne*). — Cova Gran de la Febró, près Febró, part. de Montblanch (15 X. 1910), n° 405.

Prov. de Huesca (*Espagne*). — Cueva de San Salvador, près Bibils, part. de Benabarre (20. VI. 1911), n° 453.

Cueva Fornazos, près Espés, part. de Benabarre (20. VI. 1911), n° 454.

Il est à noter que les caractères propres aux araignées exclusivement cavernicoles, sont surtout accusés pour les individus des grottes espagnoles de Gran de la Febró et de Fornazos.

Espèce très répandue dans la région pyrénéenne, aussi bien en France qu'en Espagne.

Déjà cité dans la première série, p. 341, dans la deuxième série, p. 57 et dans la troisième série p. 186.

22. Porrhomma myops E. Simon.

Ar. Fr. V. 1882, p. 358.

Prov. de Barcelona (*Espagne*). — Cova de la Fou de Montaner, près Vallirana, part. de San Feliu de Llobregat (11. X. 1910), n° 402.

Cette espèce n'était connue jusqu'ici que de la grotte d'Espezel dans le département de l'Aude.

Assez voisine de *P. Rosenhaueri* L. Koch (*Egeria* E. Simon), mais beaucoup plus petite avec les yeux encore plus réduits, souvent partiellement oblitérés (les médians antérieurs manquant parfois) et non liserés de noirs, les fémurs antérieurs pourvus d'une ou de deux épines dorsales

1. Le genre a été décrit d'après un spécimen sénoculé, le seul connu à l'époque.

plus courtes que leur diamètre. — Chez le mâle le tibia de la patte-mâchoire, vu en dessus, est au moins aussi long que la patella et aussi large que long, fortement élargi à l'extrémité avec le bord apical un peu arqué et longuement cilié, surtout au côté interne ; le paracymbium est en lanière comprimée lamelleuse, courbée en demi-cercle, sa branche inférieure atténuée se termine en petite pointe noire aiguë, sa branche supérieure est plus épaisse, longuement atténuée, obtuse, simple et droite ; le tarse offre (vu de profil) au bord externe, vers le milieu, une très petite pointe noire.

23. Lephthyphantes leprosus (Ohlert).

Départ. des Hautes-Alpes (*France*). — Grotte inférieure de Pont-la-Dame, cant. d'Aspres-sur-Buech (28. III. 1911), n° 419.

Nous l'avons indiqué dans la première série d'une grotte des Hautes-Pyrénées, dans la deuxième d'une grotte des Pyrénées-Orientales et dans la troisième d'une grotte de l'Ariège.

24. Lephthyphantes pallidus (O. P. Cambridge).

Départ. de la Drôme (*France*). — Grotte de Ferrières, comm. et cant. de la Chapelle-en-Vercors (2. IV. 1911), n° 427.

Prov. de Lerida (*Espagne*). — Lo Grallé, près Castellet, part. de Tremp (17. VI. 1911), n° 448.

Nous l'avons indiqué dans la première série des Alpes-Maritimes, dans la deuxième série de la grotte de Padirac (Lot), dans la troisième d'une grotte de l'Yonne et d'Algérie.

Cette espèce et la précédente sont plutôt lucifuges que cavernicoles.

25. Lephthyphantes angustiformis E. Simon.

Ar. Fr. V (2) 1882, p. 305, ff. 68-69. ♂
L. prodigialis ibid. p. 328, ff. 97-98 ♀.

Départ. d'Oran (*Algérie*). — Grotte de la quatrième source du ravin de Misserghin, comm. de Misserghin (17. XI. 1909), n° 329.

Cette espèce n'était jusqu'ici connue que de Corse et de Sardaigne, où elle n'est pas cavernicole.

26. Lephthyphantes alutacius E. Simon.

Ar. Fr. V (2), 1882, p. 309.

Prov. de Tarragona (*Espagne*). — Cova del Montsant, près Cornudella, part. de Falset (16. X. 1910), n° 407.

Comme *L. pallidus* Cambr., dont elle est voisine, cette espèce n'est qu'accidentellement cavernicole, mais elle est toujours lucifuge et se trouve surtout dans les mousses ou sous les souches des forêts épaisses; elle se réfugie souvent dans les terriers de taupes comme M. Falcoz l'a observé dans l'Ain et l'Isère.

27. Lephthyphantes Sancti-Vicenti (E. Simon).

Linyphia S. E. S., in. Ann. Soc. ent. Fr., 1873, p. 476, tab. 16, f. 10 (♀).
Lephthyphantes Sancti-Vicenti E. S., Ar. Fr., V (2) 1882, p. 325, ff. 93-94 (♀).
Lephthyphantes monodon ibid., p. 310 f. (♂).

Départ. de la Drôme (*France*). — Grotte de Saint-Nazaire-en-Royans, cant. du Bourg-de-Péage (30. III, 1911), n° 422.

Départ. des Basses-Alpes (*France*). — Pertuis de Méailles, cant. d'Annot (28. II. 1911), n° 474.

Départ. de l'Ardèche (*France*). — Grotte de Baumefort, près Saint-Alban, cant. de Joyeuse (1. VIII. 1911), n° 478.

Nous avons découvert cette espèce en 1872 dans la grotte de Saint-Vincent près Thoar dans les Basses-Alpes; elle a été trouvée depuis en nombre dans presque toutes les grottes de l'Isère, de la Drôme, des Hautes-Alpes, des Basses-Alpes, du Var et des Alpes-Maritimes, la grotte de Baumefort dans l'Ardèche est jusqu'ici sa seule station à l'ouest du Rhône.

Elle paraît plus exclusivement cavernicole que les précédentes, nous en avons cependant reçu un individu de la Côte-d'Or sans indication de capture.

28. Lephthyphantes labilis, sp. nov.

♀. — Long. 25-3 mm. Cephalothorax, chelae pedesque omnino flavi. cephalothorax linea marginali carens. Sternum fulvo-olivaceum, laeve et nitidum. Abdomen nigrinum, nitidum, tenuissime albo-setosum. Oculi singulariter nigro-cincti, quatuor postici in lineam rectam, medii paulo majores, inter se quam a lateralibus vix remotiores, quatuor antici in lineam rectam medii minores. Clypeus area oculorum saltem

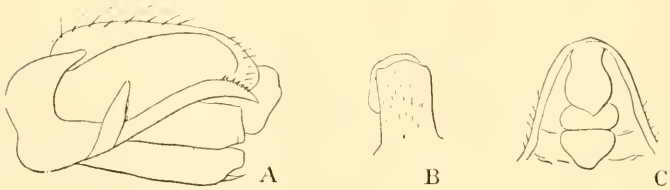


Fig. 3. — *Lephthyphantes labilis* E. Simon ; *a*, bulbe vu de profil ; *b*, tubercule génital vu de profil ; *c*, tubercule par la face postérieure.

aequilatus, sub oculis depressus. Chelae angustæ et longae, laeves et nitidae, extus tenuissime et regulariter transversim strigosae. Tuberculum genitale longum et erectum, superne visum unco rufulo et nitido, cylindraceo sed apice valde curvato, leviter ampliato et truncato, divisum, utrinque visum plagula parietali fusca et pilosa, longiore quam latiore, apice obtusa vel obtuse truncata, marginatum, postice visum verticale foveolatum et membranaceum, fovea in dimidio apicali unco paulo ampliato divisa, in dimidio basali plagulas duas rufulas : superiorem ovato transversam, inferiorem paulo majorem cordiformem, includente.

♂. — Long. 2 mm. Pedes-maxillares patella nec convexa nec conica seta tenui sat longa et recta munita, tibia patella circiter aequilonga, latiore, superne visa, utrinque fere aequaliter convexa, subtus convexa et subrotunda, paulo altiore quam longiore, supra leviter convexa et ante medium seta erecta subrecta, seta patellari multo longiore et paulo validiore, munita, tarso ovato simplici, convexo, nec elevato nec tuberculato, paracymbio ad angulum basalem rotundo haud aculeato, apophysi loriformi apicem bulbi vix attingente, acuta, ad marginem superiorem, in parte apicali, minutissime spinulosa.

Départ. d'Oran (*Algérie*). — Grotte des Beni-Add, comm. d'Aïn Fezza (à l'entrée de la grotte sous les débris de Diss en même temps que *L. venereus* E. S.) (2. XII. 1909), n° 334 A.

29. Lephthyphantes mitis, sp. nov.

♀. — Long. 2 mm. Cephalothorax pedesque omnino pallide fulvo rufescentes, chelae rufulae, paulo obscuriores, sternum infuscatum, abdomen albido-testaceum, subtus confuse olivaceo-tinctum. Oculi singulariter nigro-cincti, quatuor postici, superne visi, in lineam subrectam, aequi, medii inter se quam a lateralibus paulo remotiores sed spatio interoculari oculo non multo latiore.

A *L. alutatio* E. Simon, cui valde affinis et subsimilis est, differt unco genitali rufulo in dimidio basali valde arcuato, angusto et cylindraceo, in dimidio apicali subverticali, abrupte ampliato subrotundo sed obtuse truncato, saepe supra minute costato, scapo utrinque altius quam longius et oblique truncato.

Départ. des Pyrénées-Orientales (*France*). — Barranc du Pla de Perillos, comm. de Rivesaltes (12. IV. 1910), n° 341.

Cette espèce n'est pas exclusivement cavernicole, nous l'avons trouvée à la Nouvelle (nov. 1911) dans des détritus végétaux.

30. Lephthyphantes venereus, sp. nov.

♀. — Long. 3 mm. Cephalothorax pallide fulvo-rufescens, linea marginali carens. Oculi postici, superne visi, in lineam rectam, inter se late et fere aeque distantes (spatiis interocularibus oculis paulo majoribus) medii singulariter nigro-cincti, lateralibus vix majores. Oculi antici in lineam rectam, medii minores, nigri, inter se subcontigui, a lateralibus spatio oculo saltem duplo latiore distantes. Area oculorum mediorum trapeziformis, superne visa paulo longior quam latior. Clypeus area oculorum paulo latior, sub oculis depressus, dein leviter convexus et proclivis. Chelae fulvae, longae, sublaeves, margine superiore sulci dentibus trinis acutis, apicalibus binis longis inter se aequis et subgeminatis, ultimo minore et remotiore. Pars labialis sternumque fulvo-olivacea. Abdomen pallide cinereo-olivaceum, subtus confuse obscurius. Epigynum valde singulare, antice tuberculo rufo erecto apice ampliato et obtuso, dein processu longo, graciliore, prope medium ampliato, apice gracili subpellucente et recto munitum, utrinque plagula fusca attenuata et obtusa, inaequaliter fissa, marginatum.

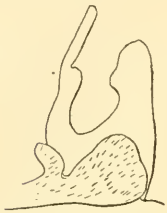


Fig. 4. — *Lephthyphantes venereus* E. S. Tubercule génital vu de profil.

Départ. d'Oran (*Algérie*). — Grotte des Beni-Add, comm. d'Aïn Fezza (entrée de la grotte sous les pierres et dans les débris de Diss) (2. XII. 1909), n° 334 A.

Nota. Quelques jeunes *Lephthyphantes* qu'il est impossible de déterminer avec certitude, ont été recueillis dans la Cova petita de la Febró, part. de Montblanch, prov. de Tarragona (Espagne) (15. X. 1910), n° 406 et dans la grotte Ifri Bou Arab, près Aït-Ali, comm. de Dra-el-Mizan, dép. d'Alger (16. IX. 1909), n° 351.

31. Taranucnus Orphaeus E. Simon.

Ar. Fr., V, p. 253.

Départ. des Pyrénées-Orientales (*France*). — Caouno Claro, près Prugnanes, cant. de Saint-Paul-de-Fenouillet (12. VIII. 1910), n° 373.

32. Taranucnus Marqueti E. Simon.

Loc. cit. p. 256.

Départ. des Basses-Pyrénées (*France*). — Grotte de Betharram, comm. d'Arthez et Asson, cant. de Nay (10. VII. 1910), n° 360.

Nota. De jeunes individus non déterminables du genre *Taranucnus* ont été rencontrés dans les *Hautes-Pyrénées* (*France*) : grotte du Bédat à Bagnères-de-Bigorre (13. VII. 1910), nº 363, et grotte des Judeous, près Banios, cant. de Bagnères-de-Bigorre (14. VII. 1910) nº 366 et dans la *prov. de Lerida* (*Espagne*) : Cova de la Fou de Bor, près Bellver, part. de Seo de Urgel (21. VIII. 1910), nº 376.

33. Taranucnus affirmatus, sp. nov.

♀. — Long. 4 mm. Cephalothorax (linea marginali carens) pedesque omnino fulvo-testacea. Chelae, partes oris sternumque paulo obscuriora et olivacea. Abdomen supra albido-testaceum, postice, supra mamillas, confuse infuscatum, subtus fusco-olivaceum. Oculi postici singulariter nigro-cincti, medii lateralibus vix majores, spatio oculo non latiore inter se disjuncti. Oculi antici in lineam rectam, medii in maculam nigram siti, a lateralibus spatio oculo minore distantes. Pedes longi, aculeis tenuissimis setiformibus et longis, ut in *T. furcifero* ordinatis, instructi.

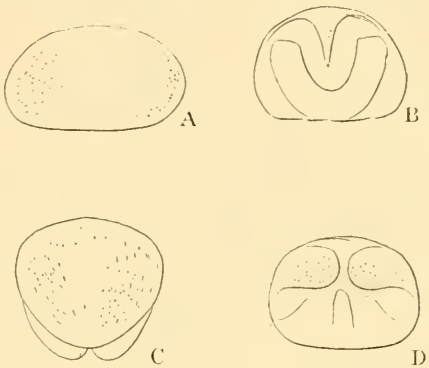


Fig. 5. — *Taranucnus affirmatus* E. Simon.
a, tubercule génital en dessus.
b, tubercule par la face postérieure.
Taranucnus furcifer E. Simon.
c, tubercule génital en dessus.
d, tubercule par la face postérieure.

Tuberculum genitale, superne visum, latius quam longius, semicirculare, convexum, olivaceum et pilosum, utrinque plagula nigra duriuscula subquadrata munitum, postice visum late depressum subfoveolatum, in parte superiore processu angusto subacute triquetro divisum, in fundo plagulam fulvam fovea membranacea alba triquetra impressam, includens.

Prov. de Huesca (*Espagne*). — Forau de la Drolica, près Sarsa de Surta, part. de Boltaña (26. VI. 1911), nº 458.

Cette espèce, dont nous ne connaissons que la femelle, paraît voisine du *T. furcifer* E. Simon, commun dans les provinces basques, aussi bien dans les mousses humides et sous les souches, que dans les grottes.

Elle en diffère par le tubercule génital vu en dessus beaucoup plus transverse, vu par la face postérieure creusé en coquille incomplètement divisée par un septum subaigu et renfermant une plagule triangulaire

fovéolée, mais dépourvue des deux lobes obliques et convexes qui caractérisent celui de *T. furcifer* E. S.

34. Troglohyphantes pyrenaeus anophthalmus E. Simon.

Biospeologica 3e sér. 1911, p. 192.

Départ. des Hautes-Pyrénées (*France*). — Grotte de la Escala, comm. et cant. de Saint-Pé (11. VII. 1910), nº 362.

Nous considérions jusqu'ici cette forme comme propre à certaines grottes de la province de Santander en Espagne, il est curieux de l'avoir retrouvée en France dans une grotte plus orientale que celles où vit la forme typique du *Troglohyphantes pyrenaeus*.

35. Troglohyphantes nyctalops E. Simon.

Biospeologica 3e sér. 1911, p. 194.

Prov. de Santander (*Espagne*) .— Cueva de la Clotilde, station Santa Isabel, part. de Torrelavega (24. VII. 1910), nº 398.

Nous ne connaissions antérieurement cette espèce que de la Cueva de Covalanas, près Ramales, également dans la province de Santander.

36. Troglohyphantes afer, sp. nov.

♂. — Long. 3 ½ mm. Cephalothorax, sternum pedesque pallide fulvo-testacea. Chelae et partes oris rufescentes. Pedes-maxillares versus extremitates infuscati. Abdomen albidum. Oculi postici parvi, aequi, singulariter et tenuissime nigro-cincti, superne visi in lineam subrectam (vix procurvam) inter se fere acquidistantes, spatiis interocularibus oculis saltem triplo latioribus. Oculi antici in lineam rectam, medii nigricantes, minutissimi et subcontigui, a lateralibus latissime distantes. Area mediorum vix longior quam postice latior. Oculi laterales utrinque contigui, anticus postico vix major. Clypeus altus, area oculorum saltem duplo latior, sub oculis leviter depressus. Chelae longae, subtilissime coriaceae, margine superiore sulci dentibus trinis, apicalibus binis longis aequis et acutis, altero angulari remoto parvo, margine inferiore dentibus minutissimis aequis 3 vel 4 armatis. Abdomen ovatum, sat longe albido-setosum. Pedes longi et graciles, breviter pilosi, patellis tibiisque setis spiniformibus longissimis supra armatis. — Pedes-maxillares femore robusto, ad basin attenuato et leviter fusiformi, patella supra ad apicem seta spiniformi erecta longissima armata, tibia patella longiore, et longiore quam latiore, apicem versus leviter ampliata, setis numerosis iniquis

conspersa, tarso magno, convexo, superne mutico, paracymbio semicirculari, ramulo inferiore valde compresso, lato, apice truncato cum angulo interiore in processu angusto longo et recto producto, bulbo maximo valde complicato.

Départ. d'Alger (*Algérie*). — Ifri Bou Anou, au Douar Iboudrarène et Ifri Maareb, au Djebel Azerou Tidjer, comm. de Michelet-Djurdjura (11 et 10. VII. 1911), n°s 435 et 436.

Cette espèce dont les yeux sont tous bien visibles quoique très petits diffère du *T. pyrenaeus* par les antérieurs en ligne tout à fait droite, les postérieurs, vus en dessus, en ligne très légèrement procurvée, caractères ayant peut-être une valeur générique.

Subfamilia **Tetragnathinae**

37. **Meta Menardi** (Latreille).

Départ. de la Drôme (*France*). — Grotte Saint-Nazaire-en-Royans, cant. du Bourg-de-Péage (30. III. 1911), n° 422.

Grotte de Ferrières, comm. et cant. de la Chapelle-en-Vercors (2. IV. 1911), n° 427.

Départ. des Hautes-Alpes (*France*). — Grotte du Pont-la-Dame, comm. et cant. d'Aspres-sur-Buech (28. III. 1911), n° 419.

Prov. de Lerida (*Espagne*). — Forat Negre près Serradell, part. de Tremp (27. VIII. 1910), n° 379.

Cova dels Muricets, près Llimiana, part. de Tremp (31. VIII. 1910), n° 382.

Cova Fonda de Tragó, part. de Balaguer (2. IX. 1910), n° 385.

Prov. de Huesca (*Espagne*). — Cuevas de Buerba, part. de Boltaña (24. VI. 1911), n° 457.

Gruta de la Algareta, près Estadilla, part. de Tamarite (2. VII. 1911) n° 464.

38. **Meta Merianae** (Scopoli).

Départ. de la Drôme (*France*). — Grotte de Saint-Nazaire-en-Royans, cant. du Bourg-de-Péage (30. III. 1911), n° 422.

Départ. du Gard (*France*). — Souterrains de Pont-Saint-Esprit, comm. et cant. de Pont-Saint-Esprit (19. V. 1911), n° 443.

Prov. de Barcelona (*Espagne*). — Cova de San Miquel del Fay, près Riells, part. de Granollers (5. VII. 1910), n° 391.

Départ. des Pyrénées-Orientales (*France*). — Grotte Sainte-Marie, à la Preste, cant. de Prats-de-Mollo (1. VI. 1911), n° 445.

Prov. de Huesca (*Espagne*). — Cuevas de Buerba, part. de Boltaña (24. VI. 1911), n° 457.

Accidentel ou capturé à l'entrée de ces grottes.

Nota. Parmi les Arachnides de la grotte de Rialp, prov. Gerona (Espagne), s'est trouvé certainement par accident, un *Meta segmentata* Clerck, espèce plus exclusivement lucicole que *Meta Merianae* Scopoli.

39. Nesticus cellulanus (Clerck).

Départ. de la Drôme (*France*). — Grotte Saint-Nazaire-en-Royans, cant. du Bourg-de-Péage (30. III. 1911), n° 422.

Départ. des Hautes-Alpes (*France*). — Grotte supérieure du Pont-la-Dame, comm. et cant. d'Aspres-sur-Buech (28. III. 1911), n° 420.

Départ. des Hautes-Pyrénées (*France*). — Grotte d'Asque, cant. de Labarthe-de-Neste (16. VII. 1910), n° 369.

Départ. de l'Ariège (*France*). — Seconde petite grotte de Liqué, cant. de Saint-Girons (3. X. 1909), n° 337.

Départ. des Pyrénées-Orientales (*France*). — Grotte de Sirach, près Ria, cant. de Prades (11. I. 1910), n° 340 et de Velmanya, cant. de Vinça (10. I. 1910), n° 339.

Grotte des Voleurs, près Caudiès, cant. de Saint-Paul-de-Fenouillet (5. VII. 1910), n° 354.

Grotte d'en Brixot, à la Preste, cant. de Prats-de-Mollo (I. VI. 1911), n° 444.

Prov. de Barcelona (*Espagne*). — Cova de San Miquel del Fay, près Riells, part. de Granollers (5. VII. 1910), n° 391.

Prov. de Lerida (*Espagne*). — Forat-la-Bou, près Serradell, part. de Tremp (27. VIII. 1910), n° 380 et (16. VI. 1911), n° 446.

Forat del Or, près Llimiana, part. de Tremp (31. VIII. 1910), n° 383.

40. Nesticus eremita E. Simon.

(Pour la synonymie cf. Biospeol. sér. 3, 1911, p. 197.)

Départ. des Alpes-Maritimes (*France*). — Grotte d'Albarea, près Sospel, cant. de Sospel (8. IV. 1911), n° 432.

Grotte des deux Goules, comm. et cant. de Saint-Vallier (24. IV. 1911), n° 472.

Grotte D du Baou des Blancs, comm. et cant. de Vence (26. II. 1911), n° 470.

Départ. de l'Isère (*France*). — Grotte supérieure de Bournillon, près Chatelus, cant. de Pont-en-Royans (31. III. 1911), nº 425.

Départ. de l'Ardèche (*France*). — Grotte de Baumefort, près Saint-Alban, cant. de Joyeuse (1. VIII. 1911), nº 478.

Départ. des Bouches-du-Rhône (*France*). — Baume-Roland, près Marseille, cant. de Marseille (14. IV. 1911), nº 477.

Il est à noter que les individus de la Baume-Roland diffèrent un peu des autres par leurs yeux médians antérieurs très petits et punctiformes, peut-être forment-ils une transition entre le *N. eremita* typique et le *N. speluncarum* Pavesi, d'une grotte de la Spezia, dont les yeux médians sont complètement oblitérés (cf. à ce sujet E. Simon, Biospeol. sér. 3, p. 197).

41. Nesticus noctivaga, n. sp.

♀. — Long. 3,5 mm. Pallide luteo-testaceus, abdomen cinereo-albidum parce albido-setosum, pedes longi, setosi. Pars cephalica setis longis iniquis subcristata. Oculi singulariter et tenuiter nigro-limbati, fere ut in *N. cellulano* ordinati, sed quatuor postici minores et inter se (praesertim medii) distantiores. Clypeus area oculorum latior, verticalis, planus. Plaga genitalis magna, latior quam longior, area media fulva, postice valde ampliata triquetra et saltem duplo latiore quam longiore et utrinque plagula convexa semicirculari, munita.

Très voisin de *N. cellulanus* (Clerck), dont il a presque la plaque génitale ; il en diffère par le céphalothorax unicolore, sans bande médiane ni ligne marginale, par l'abdomen également unicolore, blanc grisâtre, par les yeux postérieurs plus petits surtout les médians, qui sont deux fois plus séparés l'un de l'autre que des latéraux (par un intervalle double de leur diamètre).

Prov. de Tarragona (*Espagne*). — Cova petita de la Febró, part. de Montblanch (15. X. 1910), nº 406.

Prov. de Barcelona (*Espagne*). — Cova de la Fou de Montaner, près Vallirana, part. de San Feliu de Llobregat (11. X. 1910), nº 402.

Familia **CLUBIONIDAE**

BRACHYANILLUS, nov. gen.

Cephalothorax anophthalmus, ovatus, antice parum attenuatus, parte cephalica sat convexa, fronte lata oblique declivi, stria thoracica sat longa.

Chelae robustae et verticales, margine inferiore sulci dentibus parvis binis æquis, margine superiore scriatim setoso, dentibus trinis, medio majore, inter se appropinquatis sed ad radicem unguis longissime remotis, ungue longo, curvato et acuto, ad basin valido et compresso. Laminae fere ut in *Liocrano*. Pars labialis evidenter longior quam latior et dimidium laminarum saltem attingens, vix attenuata, apice truncata, levissime et obtuse emarginata. Sternum latum, subrotundum, postice, inter coxas contiguas, minute acutum. Pedes IV, I, II, III, modice longi, sat robusti aculeis tenuibus, haud elevatis, sat numerosis, armati, tarsis subtus sat dense simpliciter pilosis, anticis utrinque minute, vix distincte, scopulatis, unguibus gracilibus et acutis, muticis vel tantum ad basin dentibus minutissimis paucis armatis, subtus fasciculis parvis setarum acutarum et (saltem in tarsis posticis) setis binis membranaceis obtusis et curvatis munitis.

Découverte intéressante, car le *Brachyanillus liocraninus* E. S. est jusqu'ici le seul représentant de la famille des *Clubionides* dans les grottes de la région palaearctique; il appartient au groupe des *Liocraneae* sans avoir d'affinités très étroites avec les cinq genres européens de ce groupe (*Liocranum*, *Mesiotelus*, *Apostenus*, *Scotina* et *Agroeca*[1]), mais il est sans doute plus voisin du genre *Liocranoides* Keyserling, proposé pour une espèce de la grotte du Mammouth, en Kentucky, dans l'Amérique du Nord, *L. unicolor* Keyserl. ; les deux genres ont en commun d'avoir la pièce labiale évidemment plus longue que large, contrairement à ce qui a lieu dans les autres genres du groupe, mais tandis que le *Brachyanillus* est complètement anophthalme, le *Liocranoides* possède huit petits yeux disposés en deux lignes récurvées. Keyserling ne dit rien des griffes du *Liocranoides*, celles du *Brachyanillus* rappellent surtout celles des *Apostenus* surtout par les deux crins spathulés-tronqués qui les accompagnent[3] au moins aux pattes postérieures.

42. Brachyanillus liocraninus, sp. nov.

♀. (pullus) long. 5 mm. Pallide luteo-testaceus, subpellucens, sed parte labiali unguibusque chelarum infuscatis, abdomine cinereo-albido sat longe et tenuiter setuloso. Cephalothorax laevis, nitidus et glaber, sed in regione frontali setis nigris paucis conspersus. Femora quatuor

1. Cf. Hist. Nat. Ar. II, pp. 136-146.
2. Cf Verh. z. b. g. Wien, 1881, p. 290.
3. Hist. Nat. Ar. II, p. 137, f. 145.

antica aculeis dorsalibus binis uniseriatis et femore 1i paris aculeo interiore erecto in parte apicali sito, tibia 1i paris aculeis inferioribus 5-5 (apicalibus minoribus), tibia 2i paris aculeis 4 uniseriatis, metatarsis quatuor anticis aculeis subbasilaribus binis longioribus, tibiis metatarsisque posticis aculeis sat numerosis subverticillatis instructis, aculeis cunctis nigris tenuibus haud elevatis.

Départ. d'Oran (*Algérie*). — Grotte de la quatrième source du ravin de Misserghin, comm. de Misserghin (17. XI. 1909), nº 329.

Familia **AGELENIDAE**

43. Tegenaria pagana C. Koch.

(Pour la synomymie Cf. Biospeol. 1re sér. p. 547.)

Départ. du Gard (*France*). — Souterrains de Pont-Saint-Esprit, comm. et cant. de Pont-Saint-Esprit (19. V. 1911), nº 443.

Prov. de Huesca (*Espagne*). — Gruta de la Algareta, près Estadilla, part. de Tamarite (2. VII. 1911), nº 464.

Maroc. — Ifri el Kef, Oued Cefrou, territoire de Beni Snassen (28. XI. 1909), nº 332.

Ifri Bou Rezg, Oued Cefrou, territoire des Beni-Snassen (27. XI. 1909), nº 333.

La femelle provenant de Pont-Saint-Esprit, est tout à fait normale, celle de la grotte de la province de Huesca est jeune et on en peut rien dire; celles des Beni-Snassen sont relativement grosses et leurs téguments mous et décolorés indiquent une tendance plus prononcée à la vie souterraine.

Nota. Nous ne pouvons comprendre dans la faune cavernicole deux espèces lucicoles prises accidentellement dans des grottes :

Tegenaria picta E. Simon, dans celle de Forau de la Drolica, près Sarsa de Surta, Part. de Boltaña, prov. de Huesca (Espagne) (26. VI. 1911), nº 458.

Tegenaria saeva Blackwall (= T. *atrica* E. S.) dans celles des Rochers Martel, comm. et cant. de la Chapelle-en-Vercors (2. IV. 1911), nº 428 et de la Luire, comm. de Saint-Agnan-en-Vercors, cant. de la Chapelle-en-Vercors, (2. IV. 1911), nº 429, dans le département de la Drôme (France).

44. Tegenaria Racovitzai E. Simon.

Biospeol. 1re sér. 1907, p. 548.

Les matériaux nouveaux que nous avons reçus nous permettent de compléter la description que nous avons donnée de cette remarquable espèce.

♂. L'apophyse tibiale, vue par la face externe, est, comme nous l'avons décrite peu atténuée et tronquée mais elle est très comprimée, lamelleuse, légèrement excavée et rebordée sur sa face antérieure, vue en dessus et en dessous, elle paraît très atténuée et subaiguë, elle offre en dessous à la base un très petit denticule aigu et à son bord inférieur, près l'extrémité, souvent une petite granulation; en dessous l'article offre, dans sa partie apicale seulement, une très fine carène courbe se terminant à l'angle apical par une petite saillie chitinisée brune, tronquée carrément, légèrement fovéolée et rebordée.

♀. Jeune. Fauve testacé pâle avec les chélicères et pièces buccales un peu plus colorées rougeâtres, l'abdomen gris-testacé à pubescence blanche plumeuse longue et peu serrée, sa partie céphalique est plus longue et plus étroite que celle des espèces voisines. Les yeux postérieurs, vus en dessus, sont en ligne légèrement récurvée, les médians sont un peu plus petits que les latéraux, leur intervalle est néanmoins beaucoup plus large que leur diamètre. Les yeux antérieurs, vus en avant, sont en ligne presque droite par leurs sommets, presque équidistants et largement séparés (plus que du diamètre des médians), les médians, beaucoup plus petits que les latéraux et un peu plus petits que les médians postérieurs, sont placés sur une tache noire commune vittiforme un peu récurvée. Le trapèze des yeux médians est au moins aussi long que large en arrière. Les chélicères ont la marge inférieure armée de 5 dents équidistantes et presque égales (la 4e, un peu plus petite que les autres). Les filières blanc-testacé sont garnis de poils blancs fins, sauf un groupe de crins noirs à l'extrémité interne de l'article basal des supérieures, l'article apical des supérieures est conique, beaucoup plus court que le basal et plus étroit à la base.

Prov. de Huesca (*Espagne*). — Forau de la Drolica, près Sarsa de Surta, part. de Boltaña (26. VI. 1911), nº 458.

Cueva del Paco de Naya, près Pedruel, part. de Boltaña (28. VI. 1911), nº 459.

Découvert en 1905 dans la Cueva Abaho de Los Gloces, également dans la province de Huesca.

NOTA. Un *Tegenaria* ♀ en très mauvais état et non déterminable a été recueilli, dans la grotte de la quatrième Source du Ravin de Misserghin, départ. d'Oran (Algérie) n° 329 et un jeune, également indéterminable, provenant de la Cova del Tabaco, part. de Balaguer (prov. de Lérida, en Espagne), n° 387.

45. Tetrilus arietinus (Thorell).

Hahnia pratensis (non C. Koch) WESTRING, Ar. Suec. 1861, p. 318.
Cryphœca arietina THORELL, Rem. Syn. etc. 1872, p. 105.
Cicurina impudica E. SIMON, Ar. Fr. II, 1875, p. 24, tab. 5, f. 2.
Tuberta arietina Chyzer et Kulczynski, Ar. Hung., II, p. 156.

Départ. d'Oran (*Algérie*). — Grotte des Beni-Add, comm. d'Aïn-Fezza (2. XII. 1909), n° 334 A.

A l'entrée de la grotte sous les pierres et dans les débris de Diss.

Espèce répandue dans une grande partie de l'Europe et ordinairement myrmécophile, car on la trouve sous les grosses pierres recouvrant les fourmilières.

Nous l'avions trouvée en 1884 en grand nombre dans cette même grotte d'Aïn Fezza.

46. Chorizomma subterraneum E. Simon.

Départ. de l'Ariège (*France*). — Petite grotte de Liqué, près Moulis, cant. de Saint-Girons (3. X. 1909), n° 336.

Grotte de Sainte-Hélène, cant. de Foix (3. I. 1911), n° 416.

Départ. des Hautes-Pyrénées (*France*). — Grotte de Gerde, cant. de Bagnères-de-Bigorre (15. VII. 1910), n° 367.

Grotte de Campan, comm. et cant. de Campan (15. VII. 1910), n° 368.

Déjà cité dans la deuxième et la troisième séries des grottes de l'Ariège et des Basses-Pyrénées.

47. Chorizomma... sp. ?

Prov. de Huesca (*Espagne*). — Forato de los Moros, près Jinuavel, part. de Boltaña (23. VI. 1911), n° 455.

Cueva del Paco de Naya, près Pedruel, part. de Boltaña (28. VI. 1911), n° 459.

Les *Chorizomma* trouvés dans ces deux grottes de la province de Huesca, diffèrent de ceux du versant français des Pyrénées par leurs deux groupes oculaires plus séparés transversalement, et par leurs yeux

plus inégaux, les médians postérieurs étant relativement plus petits. Malheureusement les quelques individus recueillis sont tous très immatures.

48. Iberina Mazarredoi E. Simon.

Prov. de Santander (*Espagne*). — Cueva de Castillo, près Puente Viesgo, part. de Villacarriedo (22. VII. 1910), n° 397.

Cueva de la Castañeda, près Puente Viesgo, part. de Villacarriedo (9. VII. 1910), n° 396.

Déjà indiqué de la grotte de Castillo et d'une autre grotte de la même province, celle de Cullalvera près Ramales, in Biospeologica, 3e sér., p. 198.

Ordo OPILIONES

Sub-Ordo OP. MECOSTETHI.

Familia **PHALANGODIDAE**

50. Phalangodes Querilhaci (H. Lucas.)

(Pour la synonymie cf. Biospeol. 2e sér. p. 65).

Départ. de la Dordogne (*France*). — Grotte de Combarelles, près Eyzies-de-Tayac, cant. de Saint-Cyprien (VIII. 1910), n° 400.

Déjà indiqué de la même grotte dans la 3e série, p. 119.

51. Phalangodes Lespesi (H. Lucas.)

Départ. des Pyrénées-Orientales (*France*). — Caouno Lloubrego, près Prugnanes, cant. de Saint-Paul-de-Fenouillet (12. VIII. 1910), n° 372.

Grotte d'en Brixot, près La Preste, cant. de Prats-de-Mollo (1. VI. 1911), n° 444 (à l'entrée de la grotte dans des détritus).

Départ. de l'Ariège (*France*). — Grotte de Sainte-Hélène, cant. de Foix (3. I. 1911), n° 416.

Grotte de Fontanet, près Ornalac, cant. de Tarascon (4. I. 1911). n° 417.

Prov. de Lerida (*Espagne*). — Cova de Vinyoles, près Cavà, part. de Seo-de-Urgel (23. VIII. 1910), n° 377.

Espèce très commune dans toute la région orientale et centrale des Pyrénées.

52. Phalangodes clavigera E. Simon.

Départ. des Basses-Pyrénées (*France*). — Grotte de Betharram, près Arthez et Asson, cant. de Nay (10. VII. 1910), n° 360.

Découvert dans la même grotte par Ch. de la Brûlerie; nous l'avons cité dans la 1re série de Biospeologica, de celle d'Arudy, également dans les Basses-Pyrénées.

Sub-Ordo OP. PLAGIOSTETHI

Familia **PHALANGIIDAE**

Nota. Il nous paraît difficile de comprendre parmi les Arachnides cavernicoles ou simplement lucifuges trois *Opiliones Plagiostethi*, essentiellement lucicoles, trouvés fortuitement dans les grottes :

Liobunum religiosum E. Simon, dans les souterrains de Pont-Saint-Esprit, *départ. du Gard* (*France*). — (19. V. 1911), n° 443.

Liobunum biseriatum Raever, dans la grotte de Rialp, près Ribas, part. de Puigcerda, *prov. de Gerona* (*Espagne*). — (14. VIII. 1910), n° 390.

Nelimus (*Liobunum*) *nigripalpis* E. Simon, dans la grotte du Pont-la-Dame, comm. et cant. d'Aspres-sur-Buech, *Hautes-Alpes* (*France*) (28. III. 1911), n° 419 et 420 et dans celle des Rochers Martel, comm. et cant. de la Chapelle-en-Vercors, *Drôme* (*France*). (2. IV. 1911), n° 428.

Il en est certainement de même pour le *Cosmobunus granarius* (Lucas) et le *Gyas titanus* E. Simon, que j'ai eu le tort de citer parmi les espèces cavernicoles, dans la 2e série de Biospeologica p. 65 et dans la 3e série p. 202.

Familia **ISCHYROPSALIDAE**

53. Ischyropsalis pyrenaea E. Simon.

(Pour la synonymie cf. Biospeol. 2e série, p. 65.)

Départ. des Basses-Pyrénées (*France*). — Grotte de Betharram, près Arthez et Asson, cant. de Nay (10. VII. 1910), n° 360.

Nous l'avons indiqué dans la deuxième série, p. 65, de la grotte de Liqué dans l'Ariège, et dans la troisième série, p. 203 de la grotte des Eaux-Chaudes dans les Basses-Pyrénées.

Il est assez curieux qu'une autre espèce *I. Lucantei* E. S. se trouve,

conjointement avec *I. pyrenaea*, dans la grotte de Betharram, mais cet *I. Lucantei* E. S. n'est connu que par un jeune individu.

54. Ischyropsalis petiginosa, sp. nov.

♂♀. — Long. 5 2/2 mm. Corpus et supra et subtus, coxae trochanteresque nigra, subtiliter coriacea et opaca, tuberculum oculiferum chelaeque nigerrima et nitida. Pedes-maxillares pallide luteo-testacei, tarso apice minute fusco, tibia supra, in dimidio apicali, area minutissime fusco-punctata notata. Pedes luteo-testacei, patellis nigris, femoribus tibiisque ad apicem valde infuscatis. Cephalothorax postice tuberculis parvis acutis, transversim seriatis, 4 vel 6, medianis binis paulo longioribus, scutum abdominale granulis minutis et obtusis paucis, parum regulariter quadriseriatis, superne instructa.

♂. — Articulus basalis chelarum trunco longior, omnino muticus (dentibus carens), gracilis sed apice abrupte ampliatus et superne in tuberculo crasso obtusissime conico (nec globoso nec piloso) elevato, articulus apicalis laevis sed ad basin in pediculo leviter inaequalis et nodosus, digitus fixus dentibus 6 vel 7, basali minutissimo, digitus mobilis, dentibus 5 atque ad basin granulis parvis 2 vel 3, intus instructi. Pedum-maxillarium articuli cuncti setis parvis, articulis brevioribus, vestiti.

♀. — Chelae breviores, articulo basali apice haud inflato, superne in dimidio apicali, dentibus binis sat longis acutis et antice curvatis, in dimidio basali dente simili sed paulo minore, utrinque dentibus 3 vel 4 et subtus dentibus 5 vel 6 minoribus et rectis, armatus.

Prov. de Oviedo (*Espagne*). — Première grotte de Mazaculos, près Pimiango, part. de Llanes (18. VII. 1910), n° 394.

Le mâle diffère surtout des *I. pyrenaea* et *dispar* par l'article basal des chélicères coniques en dessus à l'extrémité, ni globuleux, ni fovéolé pileux.

Les deux sexes sont remarquables par leurs pattes jaunes fortement annelées de noir.

Familia NEMASTOMATIDAE

55. Nemastoma bacilliferum E. Simon.

Départ. de l'Ariège (*France*). — Seconde petite grotte de Liqué près Moulis, cant. de Saint-Girons (3. X. 1909), n° 337.

Départ. des Hautes-Pyrénées (*France*). — Grotte du Bédat, comm. et cant. de Bagnères-de-Bigorre (13. VII. 1910), n° 363.

Grotte de Campan, comm. et cant. de Campan (15. VII. 1910), nº 368.

Nous avons indiqué dans la première série (p. 553), dans la deuxième (p. 66) et dans la troisième (p. 204), cette espèce plutôt lucifuge que cavernicole.

56. N. bacilliferum simplex subsp. nova.

A typo differt corpore supra omnino fusco-nigrino immaculato.

Prov. de Huesca (*Espagne*). — Grallera de Estadilla, part. de Tamarite (2. VII. 1911), nº 463.

57. Nemastoma pyrenaeum E. Simon.

Ar. Fr. VII, p. 287.

Départ. de la Haute-Garonne (*France*). — Grotte de Bacuran, près Montmaurin, cant. de Boulogne-sur-Gesse (8. VII. 1910), nº 358.

Cette espèce n'était connue jusqu'ici que de la grotte d'Aubert près Moulis dans l'Ariège, ou elle a été découverte par C. de la Brûlerie et retrouvée depuis par MM. Racovitza et Jeannel (3e sér., p. 205).

58. Nemastoma sexmucronatum E. Simon.

Biospeologica 3e série, 1911, p. 205.

Prov. de Santander (*Espagne*). — Cueva de la Castañeda et Cueva de Castillo, près Puente Viesgo, part. de Villacarriedo (9 et 22 VII. 1910), nº 396 et 397.

Cueva de la Clotilde, station Santa Isabel, part. de Torrelavega (24. VII. 1910), nº 398.

Découvert en 1909 dans les grottes de la province de Santander. Se rencontre parfois en dehors des grottes.

59. Nemastoma maarebense, sp. nov.

Long. 2,5 mm. Corpus et supra et subtus fusco-piceum, supra antice obscurius et fere nigrum, scuto dorsali segmentisque liberis sat dense rugoso-granulosis, scuto tuberculis nigris sat minutis et obtusis biseriatis 3-3 munito. Tuber oculorum humile, transversim ovatum, granulis validis et inordinatis, in medio remotioribus, indutum, oculis parvis. Chelae fusco-piceae, fere laeves, setis nigris paucis conspersae, articulo basali convexo, ad basin attenuato, fere nigro, digitis fusco-testaceis, apice nigris. Pedes-maxillares pallide fusci, ad basin obscuriores, tibia tarsoque setis, ad maximan partem minute claviformibus, vestit's.

Pedum coxae, trochanteres femoraque nigra, valde rugosa, femora ad basin tenuiter pediculata et dilutiora, postica articulationibus spuriis binis cinctis, reliqui articuli obscure fusci apicem versus sensim dilutiores.

Départ. d'Alger (*Algérie*). — Ifri Maareb, près Djebel Azerou Tidjer, comm. de Michelet-Djurdjura (10. VII. 1911), nº 436.

60. Nemastoma manicatum, sp. nov.

♀ (?) — Long. 2,5 mm. Corpus et supra et subtus omnino fusco-piceum, haud maculatum, supra antice dense praeterea minus et parcius granulosum, scuto dorsali tuberculis longis gracilibus apice minutissime globosis, ut in *N. bacillifero* ordinatis, munito, segmentis transversim serrulatis praesertim posticis, liberis laevioribus. Chelae pedesque pallide fusco-picei. Chelarum articulus basalis apice convexus, ad basin non attenuatus, articulus apicalis lavis et muticus, digitus mobilis superne ad basin leviter ampliatus dein depressus subfoveolatus. Pedes-maxillares nigri, trochantere longo et cylindraceo, patella longa ad basin attenuata, tibia insigniter crassa fusiformi et leviter depressa, tarso gracili, pilis albidis, breviter claviformibus, crebre vestitis. Pedes ut in *N. bacillifero*.

Prov. de Lerida (*Espagne*). — Minas de Canal, près Llastarri, part. de Tremp (18. VI. 1911), nº 451.

Espèce du groupe de *N. bacilliferum* E. Simon.

Nota. De jeunes *Nemastoma* indéterminables ont été recueillis dans la prov. de Lérida (Espagne) : Lo Grallé, près Castellet, part. de Tremp, nº 448. Cova del Sanat près Llastarri, part. de Tremp, nº 450 et en Algérie (départ. d'Alger), grotte Ifri Khaloua, au Djebel Heidzer, comm. de Dra-el-Mizan, nº 483.

ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE
Tome 52, p. 387 à 445, pl. XV à XIX.
25 Septembre 1913

BIOSPEOLOGICA

XXXI[1]

GLOMERIDES

(MYRIAPODES)

(PREMIÈRE SÉRIE)

PAR

H. W. BRÖLEMANN

Pau. Basses-Pyrénées

TABLE DES MATIÈRES

Pages

AVANT-PROPOS 387
I. — Partie descriptive :
1) Famille des GLOMERIDAE. Genre *Glomeris* (p. 388) ; *G. sublimbata* (p. 388) ; *G. connexa* (p. 389) ; *G. intermedia* 389
Genre *Loboglomeris* ; *L. rugifera* 389
2) Famille des GERVAISIIDAE ; Clef des genres européens 389
a) Sous-famille des DODEROINAE ; Genre *Doderoa* ; *D. genuensis* 390
b) Sous-famille des ADENOMERINAE ; Genre *Spelaeoglomeris* (p. 395) ; *Sp. Doderoi* (p. 398) ; *Sp. Jeanneli* (p. 408) ; *Sp. alpina* (p. 409) ; *Sp. hispanica* 411
Genre *Stygioglomeris* (p. 413) ; *St. Duboscqui* (p. 415) ; *St. provincialis* (p. 419) ; *St. crinita* 421
II. — Partie analytique ;
1) Systématique 422
2) Zoogéographie 439
EXPLICATION DES PLANCHES 443

AVANT-PROPOS

Les récoltes biospéologiques, en ce qui concerne les Glomerides, se composent de 12 espèces appartenant à 5 genres. Dans ce nombre, 6 espèces et un genre sont encore inédits. Il y a lieu, comme d'ordinaire,

1. Voir pour BIOSPEOLOGICA I à XXX, ces ARCHIVES, tomes VI, VII, VIII et IX, de la 4e série et tomes I, II, IV, V, VI, VIII, IX et X, de la 5e série, et tome 52.

de faire la distinction entre les formes qui se rencontrent ordinairement en surface et qui ne sont cavernicoles qu'à titre accidentel, et celles qui font des grottes leur habitat ordinaire ou exclusif. Les premières sont :

Glomeris sublimbata, *G. connexa*, *G. intermedia* et *Loboglomeris rugifera* ; elles ne retiennent pas spécialement l'attention. Les autres, plus nombreuses, sont : *Doderoa genuensis*, *Spelaeoglomeris Doderoi*, *Sp. Jeanneli*, *Sp. hispanica*, *Sp. alpina*, *Stygioglomeris Duboscqui*, *St. provincialis* et *St. crinita*. C'est sur ces dernières, dont 6 sont nouvelles, que se concentre l'intérêt du présent article.

Comme nous l'avons fait précédemment, nous nous proposons de passer d'abord en revue ces matériaux dans un premier chapitre descriptif, et, une fois les espèces connues, de consigner dans une seconde partie, analytique, les réflexions auxquelles cet examen aura donné lieu.

I. — PARTIE DESCRIPTIVE

Famille **GLOMERIDAE** Leach, 1814

Sous-famille **Glomerinae** Verhoeff, 1910

Genre **GLOMERIS** Latreille, 1802

Section ***STENOPLEUROMERIS*** Verhoeff, 1909

Glomeris sublimbata Lucas, 1846

(Fig. 1).

(Lucas, 1846, Revue zool. Soc. Cuvier, IX, p. 284 ; 1849, Explorat. Algérie, p. 324).

Province d'Alger (*Algérie*). — Ifri Boubker, Aït Haouari, commune de Dra-el-Mizan (21-IX. 1906), n° 172.

♀ : longueur mm. 9 à mm. 11 ; largeur mm. 4.90 à mm. 5.80.

Lucas s'est particulièrement attaché à décrire la coloration de son espèce. Il y a lieu d'ajouter encore les observations suivantes :

Premier tergite avec 2 sillons transverses.

Deuxième tergite : 2 sillons recoupent la région dorsale, en arrière du bord antérieur du tergite, mais aucun des deux n'atteint l'extrémité antérieure de la rainure ; ils se perdent graduellement à moitié environ du lobe latéral, le sillon postérieur disparaissant avant le sillon antérieur ; ils ne sont pas mieux marqués latéralement que sur le dos. Il existe, en outre, un sillon abrégé très peu arqué qui se détache de la rainure et disparaît sans sortir du lobe latéral. Les lobes des tergites médians présentent 2 sillons.

La rainure du 2e tergite est de même forme et de même dimension que chez *G. marginata* VIL. Au lobe latéral du 3e tergite (le 4e de VEROEFF), la longueur de la région antérieure est de beaucoup inférieure à la moitié de celle de la région postérieure (fig. 1). Indépendamment de la sculpture du 2e tergite, ce caractère pourra servir à reconnaître *G. sublimbata* de *G. marginata* avec laquelle l'espèce algérienne a une grande analogie de coloration. Du fait de ce même caractère, *G. sublimbata* se classe dans la section *Stenopleuromeris* de VERHOEFF.

Le mâle fait défaut.

Section ***EURYPLEUROMERIS*** Verhoeff, 1909

Glomeris connexa C. Koch, 1847

(C. KOCK, 1847, System der Myriap., p. 97).

Département de la Haute-Garonne (*France*). — Grotte de Gourgue, Commune d'Arbas, canton d'Aspet (23-VII. 1908), nº 229.

Une femelle immature.

Glomeris intermedia Latzel, 1884

(*Glomeris hexasticha*, var. *intermedia* Latzel, 1884, Myriap. Oester-Ungar. Monarchie, II, p. 113).

Département de l'Ariège (*France*). — Grotte de Sabart, commune et canton de Tarascon-sur-Ariège (21-IX. 1908), nº 242.

Une femelle adulte.

Genre **LOBOGLOMERIS** Verhoeff, 1906

Loboglomeris rugifera Verhoeff, 1906

(*Glomeris rugifera* VERHOEFF, **1906**, Arch. f. Naturges, LXXII, Bd I, 2, p. 187).

Province de Santander (*Espagne*). — Cueva del Valle, Rasines, Part. de Ramales (28-VII. 1908), nº 308.

Un mâle adulte.

Famille **GERVAISIIDAE** (Char. emend.)[1]

CLEF DES GENRES EUROPÉENS DE LA FAMILLE DES GERVAISIIDAE

1 (**4**). — Région postérieure des tergites bombée transversalement et garnie de côtes longitudinales ou de carènes transversales. — Une fossette auriculaire sur chaque lobe latéral du 2e tergite. — Téguments des tergites parsemés de glandes à cupule.

1. Voir la partie analytique.

2 (3). — Région postérieure des tergites avec des carènes transversales portant des bâtonnets de sécrétion calcaire. — Téguments hypercalcifiés. — Des piliers duplicaturaux. — 11 tergites..... *Gervaisia.*

3 (2). — Région postérieure des tergites avec des côtes longitudinales chitinisées. — Téguments normaux. — Pas de piliers duplicaturaux. — 12 tergites..... *Doderoa.*

4 (1). — Région postérieure des tergites au même niveau que la région antérieure, non bombée, sans côtes ni carènes. — Pas de fossette auriculaire au 2e tergite. — Pas de glandes à cupule, mais parfois des groupes de glandes épidermiques à sécrétion spontanément coagulable.

5 (10). — Pas de groupes de glandes à sécrétion spontanément coagulable.

6 (7). — Au 2e segment, le bord du métatergite qui surplombe la rainure recouvre complètement la partie postérieure du champ prémarginal, qui n'est plus visible que dans la moitié antérieure environ du lobe (voir VERHOEFF **1910**, Nova Acta, XCII, pl. I, fig. 2). *Geoglomeris.*

7 (6). — Au 2e segment, le bord du métatergite, une fois qu'il s'est superposé au bord du prétergite, ne recouvre jamais le champ prémarginal, qui est toujours visible, au moins en partie, jusqu'à l'angle postérieure du lobe (fig. 42, 54, 73, etc.).

8 (9). — Cornes du syncoxite des pattes copulatrices réunies, dans leur moitié proximale, par un feuillet hyalin (fig. 86). — Coxoïde des pattes ambulatoires trapézoïdal, étroit, sans épanouissement latéral (fig. 88). — Rainure du 2e tergite très longue (fig. 73)..... *Stygioglomeris,* nov.

9 (8). — Cornes du syncoxite des pattes copulatrices libres sur toute leur hauteur, sans feuillet hyalin (fig. 18). — Coxoïde des pattes ambulatoires sub-rectangulaire, large, à épanouissements latéraux (fig. 35-38). — Rainure du 2e tergite courte (fig. 42)..... *Spelaeoglomeris.*

10 (5). — Des groupes de glandes réparties le long du bord postérieur des tergites..... *Adenomeris.*

Sous-famille **Gervaisiidae**, nov.

Tribu ***DODEROINA***, nov.

Genre **DODEROA** Silvestri, 1904

Doderoa genuensis Silvestri, 1904

(Fig. 2-17.)

(*Doderia genuensis* SILVESTRI, **1904**, Mus. Civ. Stor. Nat. Genova (3), I (XLI), 11 Aprile 1904, p. 60).

Département des Alpes-Maritimes (*France*). — Baume du Colombier, commune de Roquefort, canton de Bar-sur-le-Loup (27-IV. 1908), nº 214. E.

A la description donnée par le professeur SILVESTRI il y a lieu d'ajouter quelques détails.

Tête large par rapport à sa longueur (mm. 0.966 sur mm. 0.576). La surface présente, en arrière des antennes, deux larges et profondes dépressions symétriques qui laissent subsister entre elles une crête longitudinale médiane (fig. 11) ; ces dépressions sont closes postérieurement et latéralement par la crête transversale du sommet de la tête, crête qui est très saillante et se poursuit, dans les côtés, par une crête latérale jusqu'à la cicatrice hypopharyngienne. En avant, les dépressions sont fermées par le rebord des fosses antennaires. La région occipitale est bombée aux angles postérieurs, elle se continue latéralement par un large bandeau limité, en dessus, par la crête latérale et, en dessous, par l'arête duplicaturale, ou bord externe de la capsule céphalique. A l'encontre de ce qu'on voit chez les *Glomeris*, où l'inclinaison du bandeau fait à peu près suite à celle de la tête, le bandeau est perpendiculaire et même un peu rentrant par places, de telle sorte que, si on regarde la capsule céphalique par le dessus, le bandeau est caché par la crête latérale et n'apparaît qu'un peu au voisinage immédiat de la cicatrice hypopharyngienne ; c'est la même structure que celle figurée par VERHOEFF (Nova Acta, 1910, fig. 11) pour *Geoglomeris*.

Les dépressions, qui constituent le logement des antennes, abritent également les organes de Tömösváry. Ceux-ci sont médiocrement développés, assez courts. Les ocelles font défaut. Les antennes sont assez rapprochées (fig. 12), l'écart entre elles étant sensiblement égal au grand diamètre de la cavité antennaire. Antennes (fig. 14) trapues, presque aussi longues que la largeur de la tête. Mesures micrométriques des articles : 1er article mm. 0.12 ; 2e art. mm. 0.08 ; 3e art. mm. 0.18 ; 4e art. mm. 0.10 ; 5e art. mm. 0.10 ; 6e art. mm. 0.29 ; 7e et 8e art. mm. 0.05 ; longueur totale mm. 0.92. Diamètre du 3e article mm. 0.135, du 6e, mm. 0.175. Le 6e article est claviforme, non arqué ; le dernier porte 4 bâtonnets sensoriels.

Gnathochilarium de forme usuelle (fig. 13), le mentum est divisé ; les pièces apicales externes portent trois bâtonnets sensoriels, tandis que les internes sont formées d'un grand nombre d'éléments réunis en faisceau. Epipharynx comme chez *Spelaeoglomeris*.

Le premier tergite est parcouru par deux sillons transversaux ; ils déterminent de fines crêtes crénelées, résultant de la fusion d'une chaîne de nodules microscopiques ; les éléments de la chaîne sont peu distincts

ici, mais la nature de la chaîne se reconnaît facilement sur les lobes latéraux des tergites suivants (fig. 8). La surface du premier tergite ne présente que des crins extrêmement courts ; ceux-ci sont assez denses comme le montre la figure 5, sur une partie de laquelle ils ont été figurés.

Sur les tergites suivants, les crins sont plus rares, mais il existe des points enfoncés ; vus à un grossissement suffisant (650 diamètres), on y reconnaît distinctement une fossette subcirculaire auréolée d'une zone claire, dont le fond est percé d'un pore auquel fait suite une glande épidermique (fig. 9). Les plus grandes de ces fossettes mesurent environ 10 μ. Les glandes sont distribuées sur tout le tergite excepté sur les côtes et sur l'extrémité des lobes latéraux. Nous les désignons par le terme de « glandes à cupule ».

Sur les tergites 2 à 11, on peut distinguer trois régions ; une région antérieure équivalant environ au cinquième de la longueur totale du tergite (sur les segments médians) et qui est limitée en avant par le bord du tergite et en arrière par une arête transversale ; une région postérieure soulevée en bourrelet prémarginal transverse, équivalant environ aux deux cinquièmes de la longueur du tergite ; et une région moyenne ensellée, à peu près égale à la région postérieure, comprise entre les deux précédentes.

Sur le deuxième tergite, la région antérieure est courte et découverte ; elle est creusée d'une canelure transversale sur toute la région dorsale ; à la naissance des lobes, elle est étranglée et elle se poursuit sur les lobes par un large champ prémarginal et par la rainure usuelle. Ainsi, lorsque l'animal est complètement enroulé, l'extrémité des lobes latéraux de tous les tergites du tronc et le bord postérieur du dernier s'adaptent soit dans la rainure, soit sur le champ prémarginal, soit dans la canelure du bord antérieur qui lui fait suite. La rainure est très longue, arquée ; le bord postérieur du métatergite[1], après s'être superposé au bord du prétergite, s'infléchit graduellement formant une courbe régulière plus fermée que celle du bord antérieur du prétergite et, gagnant vers l'avant, se continue par l'arête qui limite en arrière la région antérieure du tergite. Cette arête est constituée par une chaîne de nodules, et offre une interruption au niveau de la côte IV dont il va être question.

(1) Le 2e tergite, ainsi que le Dr VERHOEFF l'a démontré, est le résultat de la fusion des tergites 2 et 3, dont le postérieur s'est superposé à l'autre. Comme nous considérons que ces deux tergites n'en forment plus qu'un seul, nous emploirons les expressions de *Prétergite* et de *Métatergite* pour les tergites 2 et 3 de VERHOEFF, et celles de *rainure* et de *champ prémarginal* pour traduire les termes de Schisma et de Hyposchismalfeld du même auteur.

L'arête marginale antérieure du prétergite est constituée comme la précédente, mais ses éléments sont moins distincts.

La région postérieure est soulevée en bourrelet transversal. Ce bourrelet est recoupé par des côtes longitudinales très saillantes au nombre de onze généralement. Nous disons « généralement », parce que, sur les tergites suivants, le nombre des côtes n'est pas toujours fixe ; nous n'avons toutefois pas constaté, sur le petit nombre d'individus à notre disposition, d'oscillations dans le chiffre des côtes du 2e tergite. De ces 11 côtes, l'une est dorsale, impaire ; nous lui attribuons le numéro I, réservant les numéros II à VI aux cinq côtes paires qui se succèdent vers l'extérieur. La côte I et les côtes II et V se prolongent à travers la région médiane du tergite jusqu'à la rencontre de l'arête qui limite la région antérieure ; les côtes III, IV et VI sont écourtées et ne sortent pas de la région postérieure. Cependant, il peut se présenter des anomalies dans lesquelles soit les côtes IV, soit les côtes V sont mal formées et sont continuées par des callosités ayant une forme et une direction quelconques ; la figure 4 (*x*), en fournit un exemple.

La surface des lobes latéraux est profondément évidée ; cette dépression, dite « fossette auriculaire » par VERHOEFF (chez les *Gervaisia*), est arrondie en arrière, latéralement et en avant, et se prolonge intérieurement le long et en arrière de la région antérieure pour se perdre bientôt dans la région moyenne. La collerette de la fossette auriculaire, c'est-à-dire l'étroit espace qui sépare la fossette du champ prémarginal, n'est pas érigée comme chez *Gervaisia ;* elle est déprimée, arrondie, et surplombe la rainure, même dans les côtés (fig. 3).

On ne voit pas trace des piliers duplicaturaux des *Gervaisia.*

Sur les tergites du tronc, la région antérieure est plane ; elle est entièrement dissimulée sous le bord postérieur du tergite précédent quand l'animal est étendu, et n'apparaît en partie que dans l'état d'enroulement. La région moyenne est traversée non seulement par les prolongements des côtes I, II, III et V, mais encore par des côtes intermédiaires beaucoup plus faibles et souvent irrégulières, qui n'empiètent pas sur la région postérieure. Il n'existe de côtes intermédiaires que dans la région dorsale ; sur le tergite 7 (fig. 6), par exemple, on n'en trouve pas en dehors des côtes III, mais, vers l'arrière, elles deviennent plus nombreuses sans cependant jamais empiéter sur les lobes latéraux.

Les côtes de la région postérieure ne sont pas aussi régulières qu'on

pourrait le déduire de la description du professeur SILVESTRI. Jusqu'au 7e ou au 8e tergite, et même parfois jusqu'au 10e, les côtes sont généralement au nombre de 11, soit 5 + 1 + 5, disposées comme sur le 2e tergite ; cependant nous avons rencontré chez un mâle 13 côtes sur le 8e tergite, soit 6 + 1 + 6, alors que les tergites 9 et 10 n'en avaient que 11. Dans d'autres cas, nous avons compté 13 côtes sur le 9e et sur le 10e et 15, soit 7 + 1 + 7, sur le 11e, ou bien 13 côtes sur le 9e seulement et 15 sur les deux suivants. Cette particularité n'est pas spéciale aux hôtes de la Baume du Colombier ; sur un co-type de *D. genuensis* que M. le professeur RIBAUT a bien voulu nous communiquer, nous avons compté, sur le 11e tergite, 16 côtes, c'est-à-dire 8 + 1 + 7, une côte de plus d'un côté que de l'autre.

Dernier tergite en capuchon, à bord postérieur rectiligne ou indistinctement échancré au milieu. Une forte dépression transversale étrangle ce tergite à la hauteur du bord interne de la duplicature postérieure. Cette dépression est d'autant plus apparente que la partie de la surface du tergite située immédiatement au-dessus est soulevée et côtelée, comme l'est la région postérieure des tergites précédents ; toutefois cette région se trouve ici refoulée très loin du bord, aux dépens de la région moyenne qui n'existe plus qu'à l'état de vestige et n'est reconnaissable qu'à la présence de quelques tronçons de côtes intermédiaires. Celles-ci, comme aussi d'ailleurs les côtes principales, sont très irrégulières ; cependant on peut facilement identifier les 5 grandes côtes dont parle SILVESTRI.

Sur la face interne des lobes latéraux, près du bord antérieur, on reconnaît, comme chez *Adenomeris*, les épaississements obliques en coussinets signalés par VERHOEFF.

En ce qui concerne les 17e et 18e paires de pattes et les pattes copulatrices du mâle, nous ne saurions mieux les comparer qu'aux mêmes organes de *Spelaeoglomeris* et *Stygioglomeris*, à tel point que, pour éviter des redites, nous nous abstiendrons de les décrire, renvoyant simplement le lecteur aux pages suivantes et aux figures 15, 16 et 17. Nous signalerons simplement que les pattes copulatrices présentent un feuillet hyalin entre les cornes de leur syncoxite, comme chez *Stygioglomeris* ; que les cornes sont dépourvues des longues soies qu'on observe chez *Spelaeoglomeris* ; quant à la protubérance distale interne du 3e article du télopodite (*nt*) elle est à peine plus développée que dans les genres suivants.

Sous-famille : **Adenomerinae** Verhoeff, 1912

Tribu : ***SPELAEOGLOMERINA,*** nov.

Genre **SPELAEOGLOMERIS** Silvestri, 1908

(SILVESTRI, **1908**, Arch. zool. expér. gén. (4) VIII, notes et revue n° 3, p. LXV).

Le genre *Spelaeoglomeris* a été créé par le professeur SILVESTRI en 1908. La description qu'il en a donné est excellente et nous n'y revenons que pour détailler certains points qui présentent un intérêt particulier.

Pattes copulatrices (fig. 18 à 21, 59, 69 à 71) constituées par un syncoxite (*sco*) à silhouette trapézoïdale, dont les angles sont prolongés par des cornes graduellement amincies, portant, sur la face antérieure, des soies plus longues que sur le syncoxite lui-même et dirigées vers l'avant ; l'écart entre les cornes est un peu supérieur à la longueur de l'une d'elles. Le télopodite est formé de quatre articles, dont le premier et le second portent chacun, à l'extrémité interne, émergeant de la membrane qui les relie à l'article suivant, un prolongement digitiforme (*di* 1, *di* 2) surmonté d'une longue soie. L'article 2, fémur, est muni, à l'angle postéro-interne de son bord distal, d'une longue pièce chitinisée (*pf*), très faiblement rétrécie à la base, à bords presque parallèles, brusquement tronquée-arrondie à l'extrémité ; ce prolongement est surmonté d'un appendice chitinisé court, qui est beaucoup plus étroit que la pièce qui le porte ; sur l'arête qui avoisine la base interne de l'appendice, on remarque un groupe de soies rigides, dont un certain nombre peut s'égrener sur une partie de la face dorsale du prolongement. De la concavité de la pièce, près de l'extrémité, se détache un sac membraneux allongé (*sf*), dont l'extrémité globuleuse est dirigée vers l'avant. C'est à la base de cette pièce, qui est un peu enveloppante, que se trouve le second appendice digitiforme.

Le troisième article, tibia, est évasé à l'extrémité, offrant une large surface d'insertion ; environ la moitié externe de cette surface est occupée par la base du quatrième article ; de la partie interne émerge un sac membraneux (*st*) analogue à celui du deuxième article et, comme lui, dirigé vers l'avant. Ce sac s'appuie sur un épaississement verruqueux du bord postérieur de l'article. Cet épaississement (*nt*) est rudimentaire chez les formes pyrénéennes et n'est visible que sur la face postérieure de l'organe ; il porte 3 ou 4 sétules courtes ; chez la seule espèce alpine connue, il est un peu plus développé, conique.

Le dernier article, tarse, est digitiforme, doucement coudé au delà de son milieu et spatulé vers la pointe, qui est accompagnée d'une soie forte, longue et rigide. Cet article étant infléchi vers l'arrière par rapport au plan général de l'organe, les figures que nous en donnons le représentent en raccourci.

La 18e paire de pattes (fig. 22 à 27, 58, 68) se compose d'un syncoxite muni de deux cornes sétigères, séparées par une échancrure de forme variable, et de télopodites de 4 articles. L'angle distal interne du premier article est un peu saillant et surmonté d'une soie. Le 4e porte une soie apicale en guise de griffe.

La 17e paire de pattes (fig. 28 à 33, 57, 67) est très rudimentaire. Les coxoïdes ne sont pas soudés entre eux ; ils sont largement épanouis latéralement ; la forme des épanouissements latéraux est très variable. Le coxoïde est surmonté d'un télopodite de 2 articles guère plus longs que larges ; l'angle interne du premier article (fémur) est prolongé en un cylindre à pointe arrondie porteur d'une forte soie rigide, et qui est presque aussi long que l'article suivant. Celui-ci (le tibia) est encore moins développé que l'article précédent ; il est également surmonté d'une soie rigide.

Les hanches des pattes ambulatoires, tant chez le mâle que chez la femelle, sont généralement épanouies latéralement ; *Sp. Racovitzai* Silv. ferait exception. Elles sont grossièrement rectangulaires à angle distal externe arrondi. Leur largeur est approximativement égale à 1 fois et demie la longueur du coxoïde, le long de l'arête interne.

La structure du deuxième tergite est variable ; elle se présente sous deux aspects différents.

Dans le premier type (fig. 42) le bord du métatergite, à proximité du point où il se superpose au prétergite, se recourbe rapidement vers l'avant, formant presque un angle arrondi, et, aussitôt après, se perd dans la surface du prétergite. Il en résulte que la rainure est courte et fortement arquée. La partie du bord du métatergite qui surplombe la rainure est graduellement rétrécie à partir du point où le bord s'infléchit vers l'avant. Enfin l'écart entre l'extrémité postérieure de la rainure (*a*) et le bord interne de la duplicature (*d*) est très grand, bien supérieur à la longueur de la partie cachée du bord du prétergite.

Dans le deuxième type (fig. 62-63), le bord du métatergite est moins brusquement infléchi et atteint un peu plus loin vers l'avant. La rainure est alors plus longue et sa courbe moins serrée. En outre, la partie du

bord du métatergite qui surplombe la rainure conserve toute sa largeur jusqu'à un point, voisin de l'extrémité antérieure de la rainure, où il est tronqué et disparaît brusquement dans la surface du prétergite ; la troncature est même quelque peu concave. L'écart entre l'extrémité postérieure de la rainure (*a*) et le bord interne de la duplicature (*d*) est très faible, beaucoup plus court que la longueur de la partie cachée du bord du prétergite.

Ces structures sont franchement caractérisées si l'on se borne à comparer *Sp. Doderoi* et *Sp. hispanica ;* mais lorsqu'on en arrive à *Sp. alpina* (fig. 54), on constate que la différence est moins nette. La structure de cette dernière se rapproche de celle de *Sp. hispanica*, quant à la façon dont le bord du métatergite se fond dans la surface du prétergite ; par contre l'écartement entre l'extrémité postérieure de la rainure (*a*) et le bord interne de la duplicature (*d*) est aussi grand que chez *Sp. Doderoi*. Nous n'avons donc pas cru devoir attacher une importance particulière aux deux formes de rainures, puisqu'elles semblent avoir des intermédiaires.

Il existe également deux types d'antennes. Dans l'un, le sixième article est arqué, à courbure externe ; c'est la structure décrite et figurée par Silvestri pour *Sp. Doderoi* et *Sp. Racovitzai*, et qu'on retrouve chez *Sp. Jeanneli* et *Sp. alpina* (fig. 53).

Dans l'autre type, le sixième article est simplement claviforme, non arqué comme le précédent (fig. 61). C'est la forme qu'on observe chez *Sp. hispanica*, et qui est comparable à celle des antennes des *Stygioglomeris* (n. gen.). Toutefois, chez *Sp. hispanica*, l'antenne est moins grêle et le 7e et 8e articles sont moins dégagés.

Cette forme d'antenne d'*hispanica* nous a amené à diviser le genre *Speleaoglomeris* en deux sous-genres qui sont caractérisés de la façon suivante :

Sous-genre *Spelaeoglomeris* sensu stricto, nov. : 6e article des antennes arqué, à courbure externe. Généralement le lobe du 2e tergite est du type à rainure courte ; mais lorsqu'il se rapproche du second type, l'écart entre l'extrémité postérieure de la rainure et le bord interne de la duplicature reste grand. L'organe de Tömösváry est ordinairement très étiré, deux fois aussi long que large. — Type : *Sp. Doderoi* Silv.

Sous-genre *Speluncomeris*, nov. : 6e article des antennes claviforme, non arqué. La rainure est du type court. L'organe de Tömösváry est plus arrondi chez la seule espèce connue, son grand diamètre est égal à une

fois et demie seulement le petit diamètre. — Type : *Sp.* (*Speluncomeris*) *hispanica*, n. sp.

CLEF DES ESPÈCES DU GENRE SPELAEOGLOMERIS

1 (8). — 6e article des antennes arqué, à concavité externe (s-g. ***Spelaeoglomeris***).

2 (3). — Coxoïdes des pattes ambulatoires dépourvus d'épanouissements..... ..... *Sp.* (*s. s.*) ***Racovitzai*** Silvestri.

3 (2). — Coxoïdes des pattes ambulatoires plus ou moins largement épanouis latéralement.

4 (7). — Rainure du 2e tergite courte et arquée ; le bord du métatergite, après s'être superposé au bord du prétergite, est brusquement courbé vers l'avant et se perd rapidement et graduellement dans la surface du prétergite (fig. 42) ; l'écart entre l'extrémité de la rainure et le bord interne de la duplicature est supérieur à la longueur de la partie cachée du bord du prétergite.

5 (6). — Taille réduite ; largeur du ♂ mm. 1.750 à 2.336, de la ♀ mm. 1.900 à 2.800. — 5 à 6 sillons sur le 2e tergite..... ..... *Sp.* (*s. s.*) ***Doderoi*** Silvestri.

a) Longueur des deux derniers articles de la 18e paire de pattes dans le rapport de 3 à 5..... var. ***typica***., n. var.

b) Cette longueur est dans le rapport de 1 à 2..... ..... var. ***intermedia***, n. var.

c) Cette longueur est dans le rapport de 2 à 5..... ..... var. ***iluronensis***, n. var.

6 (5). — Grande taille ; largeur de la ♀ mm. 2.800 à 3.400. Sillons du 2e tergite au nombre de 7 à 8 ou de 13. *Sp.* (*s. s.*) ***Jeanneli***, n. sp.

7 (4). — Rainure du 2e tergite plus longue et plus régulière ; le bord du métatergite, après s'être superposé au bord du prétergite, est régulièrement recourbé vers l'avant tout en conservant sa largeur et se termine brusquement par une troncature (fig. 54) ; l'écart entre la rainure et le bord de la duplicature reste long..... ..... *Sp.* (*s. s.*) ***alpina***, n. sp.

8 (1). — 6e article des antennes claviformes, non arqué. (s.-g. ***Speluncomeris***)..... ..... *Sp.* (***Speluncomeris***) ***hispanica***, n. sp.

Sous-genre ***Spelaeoglomeris***, n. subgen.

Spelaeoglomeris Doderoi Silvestri, 1908

(Fig. 18 à 47).

(SILVESTRI, 1908, Arch. zool. expér. gén. (4) VIII, Notes revue n° 3, p. LXVII ; BRÖLEMANN, 1908, ibid., n° 4, p. CX).

Le genre *Spelaeoglomeris* a été établi sur deux espèces cavernicoles des Pyrénées, *S. Doderoi* et *S. Racovitzai*. SILVESTRI avait à cette époque sous

les yeux le mâle de l'espèce typique, *S. Doderoi*, provenant de la grotte de Gerde (Hautes-Pyrénées), mais il ne connaissait de la seconde espèce que la femelle recueillie dans la grotte de Bétharram (Basses-Pyrénées).

Il distinguait ses deux espèces d'après les caractères suivants[1] :

1° Rapport entre la longueur des antennes et la largeur de la tête ;

2° Dimensions du premier tergite (collum) ;

3° Nombre de sillons du 2e tergite ;

4° Présence chez *Racovitzai* d'un sillon en arrière du bord antérieur du dernier tergite, sillon dont il n'est pas fait mention chez *Doderoi ;*

5° Développement plus ou moins accentué de l'article basilaire (coxoïde) des pattes ambulatoires, notamment de la 10e paire ;

6° Enfin, développement plus ou moins accentué de l'ongle terminal des pattes ambulatoires.

La même année, ayant eu la bonne fortune de trouver des mâles de *Spelaeoglomeris* dans la grotte de Malarode (Basses-Pyrénées), nous avons cru pouvoir identifier ces individus avec *S. Racovitzai* en raison du développement de l'ongle des pattes, et nous signalions d'autres différences dans les 17e et 18e paires de pattes et dans les pattes copulatrices, différences qui ressortaient de la comparaison de nos dessins avec ceux du professeur Silvestri.

En réalité, il en va autrement.

MM. Racovitza et Jeannel ont bien recueilli des *Spelaeoglomeris* dans la grotte de Bétharram, gîte du *S. Racovitzai*, mais aucun de ces individus, qu'ils soient mâles ou femelles, ne présente la particularité figurée par Silvestri, c'est-à-dire l'absence d'épanouissement externe du coxoïde des pattes ambulatoires ; chez tous les individus examinés la structure de cet article ne diffère pas sensiblement de celle des organes analogues des individus des autres grottes. Nous sommes donc placés en face de deux hypothèses : ou bien l'animal décrit par le professeur Silvestri sous le nom de *S. Racovitzai* est anormal, ou bien le *S. Racovitzai* existe réellement et n'a pas encore été retrouvé. Cette dernière hypothèse est rendue admissible par le fait que la grotte de Bétharram est très étendue et présente notamment trois galeries placées à des niveaux différents ; il se pourrait donc fort bien que certaines espèces existent dans une galerie et pas dans les autres. A ce propos, nous citerons le cas

(1) C'est du moins ce qui ressort de la comparaison des deux descriptions, Silvestri n'ayant pas opposé méthodiquement les caractères de l'une des espèces à ceux de l'autre.

du *Polydesmus niveus* Bröl., recueilli dans la grotte de Bétharram (à quel niveau, nous l'ignorons) et qui n'a pas été revu depuis. Dans l'impossibilité de trancher cette question aujourd'hui, nous nous rallions provisoirement à la seconde hypothèse qui a l'avantage de laisser les choses en l'état. Nous considérons donc que *S. Racovitzai* nous est inconnu et nous rattachons à l'espèce type, c'est-à-dire à *S. Doderoi*, tous les *Spelaeoglomeris* provenant des gîtes suivants :

N° 371	Grotte de Labastide, Hautes-Pyrénées.	Collections Biospeologica.
N° 366	Grotte des Judeous, Hautes-Pyrénées.	
N° 367	Grotte de Gerde, Hautes-Pyrénées.	
N° 360	Grotte de Bétharram, Basses-Pyrénées.	
	Grotte d'Izeste, Basses-Pyrénées.	Nos chasses personnelles.
	Grotte de Malarode, Basses-Pyrénées.	

Si nous n'admettons qu'une espèce, c'est parce que la majorité des caractères, et en particulier les caractères sexuels, sont semblables chez tous les individus de quelque grotte qu'ils proviennent, ou ne présentent que des différences insignifiantes.

Les pattes copulatrices sont toujours conformées suivant les dessins que nous en donnons (fig. 18 à 21). Les différences que présentent ces figures avec le dessin du professeur Silvestri sont inexistantes. L'article apical est représenté court, mais cela tient uniquement à ce que cet article n'est pas placé dans le même plan que le reste de la patte et se trouve vu en raccourci. Les cornes du syncoxite sont toujours aussi écartées et portent toujours quelques longues soies dirigées vers l'avant. Il n'existe pas de soies analogues sur le reste du syncoxite. Le prolongement du fémur (*pf*) est à bords subparallèles et seulement un peu échancré intérieurement à la base ; il est surmonté d'un appendice terminal à pointe plus ou moins aiguë, faiblement arqué en dedans ; à la base interne de cet appendice existent des soies qui restent groupées à l'extrémité du prolongement, sans descendre le long de son arête, mais qui peuvent envahir une partie de sa face postérieure, dont les deux tiers environ restent glabres. Au bord distal interne de l'article suivant, sur la face postérieure, on observe une verrue (*nt*, fig. 21) qui est à considérer comme l'homologue du prolongement du fémur, puisque c'est contre elle que s'appuie le sac membraneux de cet article ; toutefois elle est toujours rudimentaire et ne porte que quelques rares sétules courtes (3 ou 4).

Par contre nous avons observé des différences dans la forme, dans la direction et même dans le développement des appendices digitiformes

du préfémur et du fémur, mais ces différences ne sont pas constantes ; il est même rare de trouver deux individus ayant des appendices absolument semblables. L'appendice fémoral, qui est toujours plus court que l'autre, peut varier du simple au double chez des individus de la même grotte (Bedat). Ces différences sont très certainement en rapport avec le degré de développement des individus, dont la taille est variable, même chez l'adulte.

Nous verrons d'autre part que, chez les immatures, les organes copulateurs offrent des différences très notables, qui ne peuvent être confondues avec les variations que nous signalons.

Il existe toutefois d'autres variations dont l'étude nous a permis de constater que les habitants de certaines grottes ont une tendance à se spécialiser ; nous avons été ainsi amené à distinguer (jusqu'ici) trois variétés, que nous désignerons sous les noms de : var. *typica*, var. *intermedia* et var. *iluronensis*.

Ces variétés sont établies sur le caractère suivant : chez var. *typica*, la longueur de l'avant-dernier article du télopodite de la 18e paire de pattes est à la longueur du dernier article dans le rapport de 3 à 5 (fig. 22-23) ;

Chez la var. *intermedia*, ce rapport est de 1 à 2 (fig. 24-25) ;

Chez la var. *iluronensis*, ce rapport est de 2 à 5 (fig. 26-27).

Ces variations sont les seules qui nous aient paru avoir quelque fixité. Toutes les mensurations faites ont toujours abouti, sinon à des chiffres mathématiquement identiques, du moins à des proportions qui ne s'écartent pas de l'un des trois types admis. D'ailleurs cette répartition en trois variétés est en relation avec la répartition géographique des gîtes, puisque : var. *typica* est cantonnée à l'est du gave de Pau, dans les grottes de Gerde, de Judeous et de Labastide ;

Var. *iluronensis* ne se rencontre qu'à l'ouest du gave d'Oloron, dans la grotte de Malarode, et

Var. *intermedia*, peuple les grottes qui se rencontrent entre ces deux régions, c'est-à-dire Bedat, Bétharram et Izeste.

En ce qui concerne cette dernière variété, les gîtes connus sont si écartés les uns des autres qu'il semble peu probable, à première vue, que leurs habitants soient restés à l'abri de variations locales ; il se pourrait donc que l'on soit amené à la fractionner encore. Mais, dans l'état actuel de nos connaissances, il nous a paru prématuré de le faire. On constate, en effet, d'autres variations que celles des pattes de la 18e paire

mais les tentatives que nous avons faites pour arriver à un résultat présentant quelque précision ont échoué.

Il est bon cependant de consacrer quelques lignes à ces variations qui pourront peut-être présenter ultérieurement de l'intérêt. Nous allons donc passer successivement en revue les différences qui ont été signalées déjà, pour en fixer, si possible, la valeur.

Le rapport entre la longueur des antennes et la largeur de la tête ne présente rien de fixe. Voici, à titre de documents, des mesures relevées au micromètre sur des individus provenant de :

	Labastide	Bedat	Malarode Individu A.	Malarode Individu B.
Largeur de la tête	mm. 1.376	mm. 1.376	mm. 1.056	mm. 1.408
Antennes, Art. 1	mm 0.128	mm 0.150	mm. 0.100	mm. 0.170
— 2	— 0.144	— 0.170	— 0.120	— 0.110
— 3	— 0.256	— 0.300	— 0.220	— 0.280
— 4	— 0.128	— 0.150	— 0.110	— 0.140
— 5	— 0.128	— 0.160	— 0.130	— 0.150
— 6	— 0.416	— 0.480	— 0.320	— 0.410
— 7 + 8	— 0.064	— 0.070	— 0.070	— 0.080
Totaux	mm. 1.264	mm. 1.480	mm. 1.070	mm. 1.340

On voit que, sur deux individus de Malarode, le rapport est différent. D'autre part, le type de SILVESTRI a des antennes « *quam capitis latitudo* « *aliquantum longiores ;* » ce type provient de Gerde et doit logiquement se placer à côté des individus de Labastide ; cependant l'observation de SILVESTRI est en désaccord avec la nôtre. D'ailleurs, il s'agit en réalité de différences si faibles, qu'il se pourrait qu'une partie de l'écart observé fût à imputer aux différentes positions des membres mesurés (plus ou moins repliés sur eux-mêmes).

Les proportions du premier tergite sont sensiblement les mêmes partout.

Le nombre des sillons du deuxième tergite est généralement de 5, plus rarement de 6 ; c'est à Bétharram, et plus encore à Malarode, que se rencontre ce dernier chiffre. De ces sillons, l'un traverse pour se confondre avec son homologue du côté opposé ; c'est le 1er ou le 2e. Un autre sillon atteint la région dorsale du tergite, mais est souvent interrompu

sur un court espace ; c'est le 3e ou le 4e. Les autres sillons sont beaucoup plus courts et ne sortent pas des lobes latéraux. Les deux longs sillons se retrouvent sur tous les somites, y compris le dernier, en arrière du bord antérieur du tergite. Ils sont généralement dissimulés sous le bord postérieur du tergite précédent. Sur le dernier tergite, le sillon postérieur s'incurve dans les angles et se poursuit le long du bord postérieur où il est, toutefois, à peine distinct.

Sur les pattes de 10e paire[1], et par comparaison avec le diamètre de l'article précédent à son extrémité, l'ongle terminal est plutôt plus court vers l'orient (var. *typica*) et plus long vers l'occident (var. *iluronensis*). Cependant, à Malarode, un mâle de la var. *iluronensis* s'est trouvé avoir l'ongle court. D'ailleurs, nous n'avons jamais vu l'ongle aussi peu développé que l'a figuré SILVESTRI (*loc. cit.*, p. LXVIII, fig. 5) pour l'exemplaire typique de Gerde.

Nous avons déjà dit que l'épanouissement externe du coxoïde des pattes ambulatoires existe partout. On constate, ici aussi, des différences (fig. 35 à 38), mais qui sont certainement individuelles. Deux mâles d'Izeste d'égale taille (mm. 2.304 et mm. 2.336 de largeur) nous ont fourni les figures 37 et 38. Il n'est même pas rare de trouver les deux coxoïdes de la même paire conformés différemment. Tout au plus pourrait-on dire que ces épanouissements semblent avoir une tendance à décroître de l'est à l'ouest ; mais le fait est encore loin d'être certain.

Les variations que présentent les pattes modifiées des 17e et 18e paires du mâle sont peut-être moins banales et c'est là qu'il faut chercher pour rencontrer des caractères spéciaux aux localités. Toutefois, ce sont des variations qui ne semblent pas absolument fixées et qui, d'autre part, se laissent difficilement traduire par des mots ou par des rapports.

La forme de l'échancrure médiane du syncoxite de la 18e paire, celle qui sépare les cornes du syncoxite, est de ce nombre. Cette échancrure est large et à fond arrondi chez var. *typica* de Labastide (fig. 22) ; par contre, elle est étroite, à fond arrondi, chez var. *typica* des Judeous (fig. 23), comme SILVESTRI l'a figuré[2] aussi pour le type de Gerde, ce qui est peu surprenant, les grottes de Judeous et de Gerde étant très rapprochées.

Passant à la var. *intermedia*, nous trouvons, chez les individus du

(1) Nous avons choisi cette paire de pattes, parce que c'est celle sur laquelle ont porté les observations de SILVESTRI.

(2) Nous ne connaissons les mâles de GERDE que par les dessins de SILVESTRI ; les récoltes biospéologiques ne renferment qu'une femelle de cette localité.

Bedat, une échancrure très large et à fond très arrondi (fig. 24), plus encore qu'à Labastide. Puis, au contraire, à Bétharram et surtout à Izeste, l'échancrure est moins large et le fond est rétréci depuis la base des prolongements coxaux (fig. 25).

C'est cette dernière structure qu'on retrouve d'ordinaire, mais pas d'une façon constante, chez les individus de var. *iluronensis* de Malarode, chez lesquels l'échancrure est plus étroite que partout ailleurs (fig. 26 et 27).

A signaler également que le dernier article du télopodite de la 18e paire de pattes présente souvent des étranglements, qui sont à envisager comme le reliquat d'une segmentation disparue. C'est surtout chez les individus de Malarode que ce phénomène s'observe le plus distinctement.

On sait que le télopodite de la 17e paire est réduit à deux articles, un fémoroïde court et large, dont l'angle distal interne est surmonté d'un appendice[1], et un tibia rudimentaire, guère plus long que l'appendice fémoral ; ce dernier est terminé par une soie robuste, le tibia porte une soie spiniforme. La longueur de l'appendice et du tibia sont en rapport avec le développement de l'animal; mais si l'on compare entre eux des mâles d'au moins 2 mm. de largeur (*maturus senior*), on remarque que la longueur du tibia est environ égale à la face externe du tronc du fémur à Labastide et à Gerde (var. *typica* fig. 28) et au Bedat (var. *intermedia* fig. 31). On constate une faible tendance à la réduction de la longueur aux Judeous (var. *typica* fig. 29), mais sans que cette réduction soit bien caractérisée. Elle l'est d'avantage à Izeste et probablement aussi à Bétharram (dont le mâle examiné est de petite taille, fig. 32). Elle est tout à fait appréciable à Malarode où la longueur du tibia n'excède que de peu la moitié de la longueur de la face externe du tronc du fémur (fig. 33).

Chez les petits mâles de mm. 1.75 à mm. 1.80 de largeur (*maturus junior*), le tibia est conique, au moins égal aux 2/3 de la face externe du fémur, à Labastide ; il est généralement hémisphérique et guère plus long que la moitié de la face externe du fémur à Malarode (fig. 34).

Cette variation est donc probablement bien réelle, puisqu'elle semble se retrouver aux différents stades de développement des *Spelaeoglomeris*, mais elle est trop peu précise pour pouvoir être utilisable autrement que comme indication.

Puisque nous en sommes aux particularités de la 17e paire, signalons

(1) SILVESTRI et nous-mêmes avons figuré cet appendice comme une pièce distincte du fémur, ce qui est inexact.

une anomalie remarquée sur un individu de grande taille du Bedat, mesurant mm. 2.080 de largeur. Le tibia (fig. 31) est sub-cylindrique dans sa moitié proximale et conique dans sa moitié distale ; il présente, à moitié de sa face interne, un petit bourgeon conique à sommet arrondi qui est, lui aussi, pourvu d'une soie. Il semblerait que, ici, le tibia soit incomplètement réduit et répète la forme et la structure du fémur, sans cependant que l'article qui le surmonte soit séparé.

Pour résumer les points essentiels de nos observations, nous donnons ci-après la liste des grottes d'après les variétés qu'elles abritent, accompagnée des indications sommaires des particularités que présentent leurs habitants.

Var. **Typica**

La longueur du troisième article du télopodite de la 18e paire de pattes est à celle du quatrième dans le rapport de 3 à 5.

Département des Hautes-Pyrénées (*France*). — Petite grotte de Labastide, commune de Labastide, canton de Labarthe-sur-Neste (16-VII, 1910), nº 371.

Echancrure du syncoxite de la 18e paire de pattes large, à fond arrondi. Longueur du tibia de la 17e paire environ égale à celle de la face externe du tronc du fémur.

Département des Hautes-Pyrénées (*France*). — Grotte des Judeous, commune de Banios, canton de Bagnères-de-Bigorre (14-VII, 1910), nº 366.

Echancrure du syncoxite de la 18e paire de pattes étroite, à fond arrondi. Longueur du tibia de la 17e paire ne dépassant guère les trois quarts de celle de la face externe du tronc du fémur.

Département des Hautes-Pyrénées (*France*). — Grotte de Gerde, commune et canton de Bagnères-de-Bigorre (15-VII, 1910), nº 367.

Echancrure du syncoxite de la 18e paire de pattes comme aux Judeous, et longueur du tibia de la 17e paire comme à Labastide (ces deux indications relevées sur les dessins du professeur Silvestri).

Var. **Intermedia**

La longueur du troisième article du télopodite de la 18e paire de pattes est à celle du quatrième dans le rapport de 1 à 2.

Département des Hautes-Pyrénées (*France*). — Grotte du Bedat, commune et canton de Bagnères-de-Bigorre (13-VII, 1910), nº 363.

Echancrure du syncoxite de la 18e paire de pattes très large, à fond arrondi. Longueur du tibia de la 17e paire environ égale à celle de la face externe du tronc du fémur.

Département des Basses-Pyrénées (*France*). — Grotte de Bétharram, commune d'Arthez d'Asson, canton de Nay (ouest) (10-VII, 1910), n° 360.

Echancrure du syncoxite de la 18e paire de pattes large, à fond rétréci. Longueur du tibia de la 17e paire certainement plus courte que celle de la face externe du tronc du fémur (égale à la moitié de cette longueur chez les petits mâles).

Département des Basses-Pyrénées (*France*). — Grotte d'Izeste, commune d'Izeste, canton d'Arudy (5-V. 1910) (nos chasses particulières).

Echancrure du syncoxite de la 18e paire de pattes à peu près comme à Bétharram. Longueur du tibia de la 17e paire de pattes guère supérieure à la moitié de la longueur de la face externe du tronc du fémur.

Var. Iluronensis

La longueur du troisième article du télopodite de la 18e paire de pattes est à celle du quatrième dans la proportion de 2 à 5.

Département des Basses-Pyrénées (*France*). — Grotte de Malarode, commune et canton d'Arudy (14-IV, 1910) (nos chasses particulières).

Echancrure du syncoxite de la 18e paire de pattes généralement très étroite et à fond rétréci. Tibia de la 17e paire de pattes généralement hémisphérique et ne dépassant pas la moitié de la longueur de la face externe du tronc du fémur.

Il nous reste à parler de la forme des lobes latéraux des tergites, ces détails n'ayant pas été mentionnés par le professeur Silvestri.

Le lobe latéral du 2e tergite est proportionnellement court, le bord antérieur étant peu épanoui. Le bord antérieur (fig. 42) est régulièrement arqué dans les côtés et sa courbure ne se resserre qu'au moment où il va disparaître sous le métatergite. Le bord postérieur de ce dernier est droit, il s'infléchit brusquement dès qu'il s'est superposé au bord du prétergite et se perd graduellement dans sa surface. La soudure du métatergite avec le prétergite survenant à proximité du point de juxtaposition des deux bords, il en résulte que la rainure est courte et fortement arquée, et que le champ prémarginal est à découvert.

Le lobe latéral du 3e tergite est étroit, triangulaire à pointe arrondie

(fig. 44) ; sa région antérieure est toujours très courte, plus que chez les *Stenopleuromeris*, et jamais anguleuse. Sur les tergites suivants, le lobe latéral s'élargit et la troncature, d'oblique qu'elle était, devient peu à peu plus parallèle à l'axe du corps (fig. 45-46). On distingue, sur leur face inférieure, un boursouflement des lobes le long du bord antérieur à proximité du point d'insertion des muscles. A partir du 9e tergite (fig. 46), le bord postérieur est échancré ; l'angle postérieur du lobe devient saillant et, sur le 11e, il est étiré en arrière en pointe émoussée (fig. 47). Le dernier tergite est proportionnellement court ; son bord postérieur est rectiligne, ni émarginé, ni cannelé chez le mâle.

Nous mentionnerons enfin que, des deux pièces apicales du gnathochilarium (*mala externa* et *mala interna*), l'externe porte trois bâtonnets distincts, tandis que sur l'interne les éléments sensoriels nombreux sont groupés en faisceau et leur pointe est à peine saillante à l'extrémité de l'organe. Cette structure semble d'ailleurs commune à tous les individus de cette famille.

Les dimensions des différentes variétés sont semblables partout. La largeur des grands mâles[1] oscille entre mm. 2.080 et mm. 2.336, celle des petits mâles entre mm. 1.750 et mm. 1.800 pour une longueur approximative de mm. 3.40 à mm. 5. Pour les femelles, les dimensions sont de mm. 1.90 à mm. 2.80 de largeur pour une longueur de mm. 3.50 à mm. 5.50.

Stades de croissance. — Au cours des lignes qui précèdent nous avons été amené à faire une distinction entre les mâles de grande taille et ceux de petite taille. Il est infiniment probable que ces deux états correspondent respectivement aux stades de *Maturus senior* et *Maturus junior* de Verhoeff. Quant aux différences qui existent entre les deux stades, indépendamment des dimensions, elles sont bien faibles et difficiles à saisir. Il semble cependant que l'épanouissement externe du coxoïde des pattes soit un peu moins développé chez le second que chez le premier.

Nos récoltes de Malarode contenaient un mâle pourvu de 12 tergites et d'apparence normale, par conséquent, mais dont le pénis n'était pas encore ouvert. Nous le considérons comme représentant le stade qui précède immédiatement l'état adulte, le stade de *Pseudomaturus* de Verhoeff. Ce mâle mesurait mm. 1.504 de large sur environ mm. 3.50 de long. A ce stade, les coxoïdes des pattes ambulatoires présentent des épanouissements aussi développés que chez les petits mâles. On remarque,

(1) La longueur étant très variable suivant le degré d'extension de l'animal, c'est surtout aux mesures de largeur, dont la plupart ont été relevées au micromètre, qu'il convient d'attacher de l'importance.

par contre, un développement incomplet des 17e, 18e et 19e paires de membres.

Dans la 17e paire (fig. 41), le tronc du fémur a déjà sa forme définitive, mais l'appendice est rudimentaire, atteignant à peine la moitié de la longueur du fémur. Celui-ci est globuleux, hémisphérique, bien qu'atteignant au moins les deux tiers de la face externe du tronc du fémur.

Dans le syncoxite de la 18e paire (fig. 40), l'échancrure est à peu près normale, mais les prolongements qui la limitent, sont peu différenciés et la ligne qui joint leur extrémité au condyle fémoral ne présente pas de sinuosités. Les deux premiers articles sont à peu près normaux. Les deux derniers présentent déjà des proportions qui se rapprochent du rapport typique des adultes. Le dernier offre à la base un étranglement, dernier vestige d'une articulation disparue.

Dans l'organe copulateur (fig. 39), les cornes du syncoxite sont courtes et épaisses et les soies caractéristiques paraissent moins nombreuses. Les trois premiers articles du télopodite sont dans des proportions sensiblement semblables à celles de l'adulte ; mais le dernier article est beaucoup plus court et plus trapu, il est aussi moins arqué et il est plus insensiblement aminci de la base vers la pointe ; on n'y reconnaît plus la partie apicale spatulée si distincte chez l'adulte. Enfin les sacs membraneux de l'extrémité des articles 2 et 3 sont rudimentaires comme le montre la figure.

Spelaeoglomeris Jeanneli, n. sp.

(Fig. 48 à 51.)

Département de la Haute-Garonne (*France*). — Grotte de Gourgue, commune d'Arbas, canton d'Aspet (7-VII. 1910), nº 357.

Grotte de l'Espugne, commune de Saleich, canton de Salies-de-Salat, (13-VIII. 1906), nº 153.

♀ :	longueur	mm. 6.50 ;	largeur	mm. 3.	(Gourgue)
♀	—	mm. 6.50 ;	—	mm. 3.40.	(L'Espugne)
♀	—	mm. 5.50 ;	—	mm. 2.80.	—

En tous points semblable à *Sp. Doderoi* quant à la structure de la tête (fig. 48), des lobes latéraux des tergites (fig. 50-51) et des pattes ambulatoires.

L'écart entre les antennes est égal à 2 fois le diamètre d'une cavité antennaire (fig. 48) ; celle-ci représente la moitié de la longueur de l'organe de Tömösváry. La longueur de l'antenne est égale à la largeur de la

capsule céphalique, ou n'est que d'un dixième plus petite ; nous avons relevé les proportions suivantes pour une largeur de tête de mm. 1.806 : 1er article mm. 0.19 ; 2e art. mm. 0.15 ; 3e art. mm. 0.37 ; 4e art. mm. 018 ; 5e art. mm. 0.19 ; 6e art. mm. 0.61 ; 7e et 8e art. mm. 0.11 ; longueur totale de l'antenne mm. 1.80. Diamètre du 3e article mm. 0.19, du 6e mm. 0.22.

La pièce apicale externe du gnathochilarium porte un plus grand nombre de bâtonnets sensoriels que chez *Doderoi* ; nous en avons compté jusqu'à 21 (fig. 49).

Le nombre des sillons du 2e tergite est un peu plus élevé, il est de 7 ou 8 sur lesquels le 2e et le 4e, ou le 3e et le 6e (à l'Espugne), ou bien encore les 2e, 3e, 4e et 5e (à Gourgue) passent ininterrompus d'un côté à l'autre.

En dépit de l'absence de mâles, nous n'hésitons pas à considérer cette forme comme une espèce distincte de la précédente en raison de la différence de taille (presque du simple au double) et du nombre des stries du 2e tergite. Vu le petit nombre d'exemplaires examinés, trois, il ne peut être question de fixer les variations inhérentes aux différents habitats, variations que font cependant déjà prévoir les oscillations du nombre des sillons du 2e tergite.

Spelaeoglomeris alpina, n. sp.

(Fig. 52 à 59.)

Département des Alpes-Maritimes (*France*). — Grotte d'Albarea, commune et canton de Sospel (8-IV, 1911), nº 432.

♀ :	longueur	mm. 5.	; largeur	mm. 2.60.
♀ :	—	mm. 4.80 ;	—	mm. 2.40.
♀ :	—	mm. 4.50 ;	—	mm. 2.30.
♀ :	—	mm. 3.50 ;	—	mm. 1.80.
♂ :	longueur	mm. 5.	; largeur	mm. 2.50.
♂ :	—	mm. 3.70 ;	—	mm. 1.80.

Tête proportionnellement longue (mm. 0.800) eu égard à sa largeur (mm. 1.424). L'écart entre les antennes est un peu moins de 2 fois le diamètre d'une cavité antennaire. L'organe de Tömösváry est étroit, très allongé, égal à au moins deux fois le diamètre de la cavité antennaire (fig. 52). Longueur des antennes égale à la largeur de la tête ; les articles sont allongés, notamment le 6e, qui est arqué comme chez l'espèce de Silvestri ; le dernier porte 4 bâtonnets sensoriels. Les proportions suivantes ont été relevées sur une femelle dont la tête mesure mm. 1.424

de large ; 1er article mm. 0.18 ; 2e art. mm. 0.15 ; 3e art. mm. 0.31 ; 4e art. mm. 0.11 ; 5e art. mm. 0.13 ; 6e art. mm. 0.46 ; 7e et 8e art. mm. 0.09 ; longueur totale de l'antenne mm. 1.43. Diamètre du 3e article mm. 0.17, du 6e mm. 0.21.

Pièce apicale externe du gnathochilarium pourvue de 2 à 3 bâtonnets sensoriels.

Téguments parsemés, comme de coutume, de ponctuations et de crins ; ces derniers sont très peu perceptibles.

La structure des tergites est sensiblement la même que chez *S. hispanica ;* sur le 2e tergite cependant (fig. 54), le bord interne de la duplicature (*d*) est beaucoup plus éloigné de l'extrémité postérieure de la rainure (*a*) ; la distance qui les sépare est égale à plus de deux fois la longueur de la partie recouverte du bord du prétergite. Les sillons du 2e tergite sont au nombre de 5 (cinq fois) ou plus rarement 6 (une fois) ; de ces sillons le premier passe d'un côté à l'autre, le second est généralement interrompu sur la ligne médiane dorsale, mais peut cependant être complet (un cas sur six). Sur une femelle présentant 5 sillons, nous avons vu le 1er et le 3e atteindre la région dorsale sans se fusionner avec l'homologue du côté opposé, les 4 autres sillons restant confinés dans le lobe latéral.

L'épanouissement latéral des coxoïdes des pattes ambulatoires est variable ; sur un mâle (fig. 55), il était rudimentaire, sur une femelle (fig. 56), il était presque aussi développé que chez *S. Doderoi.* La pilosité de la face antérieure du dernier article de ces mêmes pattes n'est pas plus constante, nous avons compté 7 longues soies chez un mâle et 5 chez une femelle ; la face dorsale était dépourvue de soies fortes dans les deux cas.

Pattes de la 17e paire (fig. 57). Les épanouissements coxaux sont très développés. Le fémur est assez long, mais le prolongement de son angle interne est peu saillant, il est beaucoup plus court que le tibia ; celui-ci ne présente rien de particulier.

Pattes de la 18e paire (fig. 58). Syncoxite à échancrure en ogive large. La longueur du 3e article du télopodite est à celle du 4e environ dans le rapport de 1 à 2 (exactement mm. 0.09 :: mm. 0.19).

Pattes copulatrices (fig. 59) semblables à celles de *S. Doderoi.* Les cornes du syncoxite portent des soies longues plus nombreuses (10 ou 12). Les soies du prolongement fémoral (*pf*) sont groupées dans le voisinage de l'extrémité ; il en existe néanmoins sur sa face postérieure. La verrue du

bord postéro-interne du tibia (*nt*) est plus développée ici, elle apparaît comme un cône chitinisé, semblable à celui que nous allons retrouver chez *Stygioglomeris*. Le dernier article est allongé, de forme usuelle.

Sous-genre *Speluncomeris*, nov.

Spelaeoglomeris (Speluncomeris) hispanica, n. sp.

(Fig. 60-71).

Province de Huesca (*Espagne*). — Cueva del Molino, Vio, part. de Boltaña (17-VIII, 1905), n° 38 A.

♀ :	longueur	mm. 4.30 ;	largeur	mm. 1.632.
♀ :	—	mm. 4. ;	—	mm. 1.472.
♀ :	—	mm. 3.80 ;	—	mm. 1.376.
♀ :	—	mm. 3.70 ;	—	mm. 1.376.
♂ :	longueur	mm. 3.80 ;	largeur	mm. 1.504.
♂ :	—	mm. 3.70 ;	—	mm. 1.344.
♂ :	—	mm. 3. ;	—	mm. 1.312.

Pigmentation nulle ; les ocelles font entièrement défaut.

La tête est un peu différente de celle de *Doderoi* (fig. 60) ; elle est plus longue (0.816) par rapport à la largeur (1.292), alors que chez *Doderoi* la largeur est à peu près le double de la longueur (mm. 1.600 : mm. 0.864). Les antennes (fig. 61) sont un peu plus courtes, leur longueur est inférieure à la largeur de la tête ; le 3e article est proportionnellement plus court et plus épais ; les articles 4 et 5 sont plus étranglés à la base ; le 6e article n'est pas arqué. Chez une femelle dont la tête mesure mm. 0.960 de large, les articles présentent les proportions suivantes : 1er article mm. 0.10 ; 2e art. mm. 0.09 ; 3e art. mm. 0.16 ; 4e art. mm. 0.08 ; 5e art. mm. 0.08 ; 6e art. mm. 0.25 ; 7e et 8e art. mm. 0.05 ; longueur totale de l'antenne mm. 0.81. Diamètre du 3e article mm. 0.13, du 6e mm. 0.15. Le dernier article porte 4 bâtonnets sensoriels. L'écart entre les antennes est égal à deux fois le diamètre de la cavité antennaire ; mais celle-ci est égale au moins aux deux tiers de la longueur de l'organe de Tömösváry ; en d'autres termes cet organe est plus ramassé que dans les espèces précédentes.

Les téguments sont parsemés de ponctuations et de crins beaucoup plus visibles que chez les espèces du versant septentrional des Pyrénées.

Par comparaison avec *S. Doderoi*, les lobes latéraux du 2e tergite sont plus longs, le bord antérieur du prétergite étant plus épanoui (fig. 62-63). Comme chez l'espèce de SILVESTRI, le bord postérieur du métatergite est rectiligne jusqu'à sa rencontre avec le prétergite, mais à partir de ce point il est plus régulièrement et moins brusquement arqué, il atteint plus avant sur le prétergite et se termine brusquement par une troncature oblique faiblement concave ; par suite la rainure est plus longue et moins fortement arquée. Le champ prémarginal est moins largement à découvert. Enfin la distance qui sépare l'extrémité postérieure de la rainure (*a*) du bord interne de la duplicature (*d*) est très réduite ; elle est inférieure à la longueur de la partie recouverte du bord du prétergite. Sur les tergites suivants (fig. 64-65), les lobes sont plus arrondis ; le bord postérieur du lobe du 11e tergite est moins profondément échancré, il forme, à sa jonction avec la troncature latérale, un angle droit, comme sur le tergite précédent.

Les sillons du 2e tergite sont généralement nombreux, on en compte ordinairement 7 ou 8 ; accidentellement nous en avons trouvé 13 chez une femelle, par suite du dédoublement de quelques-uns des sillons. De ces sillons 3 passent d'un côté à l'autre ; ce sont ordinairement les 2e, 3e et 4e, mais ce peuvent être aussi les 2e, 3e et 5e, ou bien encore les 3e 4e et 6e.

Les coxoïdes des pattes ambulatoires sont conformés comme chez l'espèce typique du genre (fig. 66), leur largeur égale approximativement une fois et demie leur longueur mesurée de long de l'arête interne ; l'épanouissement externe existe, bien qu'il paraisse un peu moins accusé. Pilosité des pattes comme chez *Doderoi*, mais les grandes soies semblent moins nombreuses. La griffe est longue et acérée.

Les pattes des 17e et 18e paires sont semblables aux organes correspondants de *Doderoi*. Les coxoïdes de la 17e paire sont moins épanouis latéralement (fig. 67) et le télopodite fait largement saillie sur le niveau du bord des épanouissements. Le télopodite est comparable à celui de la variété *intermedia*. Une autre analogie avec cette variété réside dans le rapport entre la longueur du 3e article du télopodite de la 18e paire et celle du 4e ; ce rapport est de 1 à 2. L'échancrure du syncoxite de la 18e paire est en ogive étroite (fig. 68).

Nous n'avons pas relevé de différence dans les pattes copulatrices (fig. 69-71), ici, comme chez l'espèce de SILVESTRI, les cornes du syncoxite sont libres, non reliées par une membrane, et portent 3 paires de longues

soies en 2 rangées (fig. 70). Sur le prolongement chitineux du 2e article, les soies sont concentrées à la base de l'appendice terminal et la face postérieure du prolongement est complètement glabre (fig. 71). Enfin la verrue de la face postérieure du tibia (*nt*) est rudimentaire et porte 3 ou 4 sétulles.

Il résulterait des mesures que nous avons données plus haut que les dimensions de cette espèce sont inférieures à celles de *S. Doderoi* : mais il n'est pas absolument certain que nous ayons eu sous les yeux des échantillons ayant atteint leur taille maxima.

Genre **STYGIOGLOMERIS**, nov. gen.

Téguments entièrement dépigmentés, lisses et parsemés de nombreuses ponctuations minuscules du fond desquelles se dressent des crins très courts.

La tête est conformée comme chez *Geoglomeris* Verhoeff. Les yeux font totalement défaut.

La rainure du lobe latéral du second tergite est très longue (fig. 73, 96) ; après s'être superposé au bord du prétergite, le bord postérieur du métatergite est régulièrement arqué (non coudé comme chez *Spelaeoglomeris*) et très prolongé vers l'avant ; la partie du bord du métatergite qui surplombe la rainure conserve sa largeur sur une longueur approximativement égale aux deux tiers de la longueur de la rainure, puis elle est graduellement rétrécie jusqu'au point où elle disparaît dans la surface du prétergite.

Pattes copulatrices constituées comme chez *Spelaeoglomeris*, avec cette différence que les cornes du syncoxite sont réunies par une lamelle translucide (*m*, fig. 86, 89) jusqu'à moitié environ de leur longueur ; par suite les cornes paraissent beaucoup plus courtes. En outre, la protubérance du bord postéro-interne du tibia (*nt*, fig. 87) est beaucoup mieux caractérisée ; elle apparaît comme un fort tubercule à pointe plus ou moins arrondie ; nous avons vu toutefois que cette structure n'est pas spéciale au genre *Stygioglomeris* (voir *Spelaeoglomeris alpina*).

La 18e paire de pattes (fig. 85, 92) est constituée par un syncoxite supportant un télopodite de quatre articles. Quant à la 17e paire (du ♂) (fig. 82-84, 90) elle est formée de 3 articles, un coxoïde et un télopodite de 2 articles rudimentaires. Ni l'un ni l'autre de ces organes ne présente de caractères particuliers, mais on y retrouve des variations qui rappellent

celles des espèces du genre précédent. Les rapports de longueur entre les deux derniers articles du télopodite de la 18e paire sont rarement semblables d'une grotte à l'autre, de même les rapports entre les articles du télopodite de la 19e.

Le coxoïde des pattes ambulatoires n'est pas épanoui latéralement, il présente une silhouette trapézoïdale avec une arête externe rectiligne (fig. 88).

Dans une espèce (*St. Duboscqui*), les pièces du gnathochilarium que Verhoeff nomme *mentum* sont épanouies intérieurement et leurs bords sont en contact sur une longueur notable (fig. 80) au lieu de n'être contiguës que par leur pointe.

On ne connaît jusqu'ici que des formes cavernicoles. Toutefois la présence d'une espèce à l'entrée de la grotte d'Aurouze tend à faire supposer que le domaine de ce genre n'est pas strictement hypogé.

Le type de ce genre est *Stygioglomeris Duboscqui*, n. sp.

Ce genre est extrêmementvoisin de *Geoglomeris* Verhoeff et peut-être même les deux genres sont-ils identiques. La seule différence que nous puissions relever (d'après les femelles, puisque le mâle de *Geoglomeris* est inconnu) réside dans la forme du lobe latéral du 2e tergite ; si cette différence existe, la validité des deux genres est indiscutable, mais existe-t-elle réellement ? Chez *Geoglomeris*, le lobe latéral serait pour ainsi dire tronqué latéralement et la courbure du bord postérieur du métatergite recouvrirait exactement l'angle postérieur du prétergite ; par suite le champ prémarginal ne serait à découvert que dans sa partie antérieure, suivant la figure donnée par Verhoeff (Nova Acta, **1910**, pl. I, fig. 2). Mais si l'on considère que la préparation de Verhoeff comprend plus du tiers externe du 2e tergite, et devait forcément être très convexe, on comprendra que le bord latéral du lobe n'a pu être vu qu'en raccourci, d'où l'apparence subrectiligne de la courbure de ce bord.

Une autre cause d'erreur contre laquelle il y a lieu de se tenir en garde est celle de la compression de la préparation par le couvre-objet. Nous donnons, figure 43, le dessin d'une de nos préparations de *Spelaeoglomeris Doderoi* qui montre, par comparaison avec la figure 42, prise *in situ*, combien la compression peut fausser l'aspect d'une préparation de ce genre ; sous l'effet de la compression, le fond de la rainure tend à prendre une position horizontale (au lieu de rester vertical), et exerce une traction sur le champ prémarginal, traction qui a pour effet de faire

remonter ce champ et de le faire disparaître sous le bord du métatergite.

VERHOEFF a certainement été le jouet d'une déformation analogue en ce qui concerne sa figure du 2e tergite de *Glomeridella Kervillei* (*loc. cit.* fig. 4), dont le dessin ne correspond pas à la forme, *in situ*, des tergites des échantillons du nord de la France ; et si, par hasard, un phénomène semblable est intervenu dans la préparation de *Geoglomeris*, il se pourrait fort bien que la figure en question ne soit pas fidèle et que *Geoglomeris* soit conformé comme *Stygioglomeris*.

De *Spelaeoglomeris*, notre nouveau genre se distingue essentiellement par la rainure beaucoup plus longue du 2e segment et par l'absence d'épanouissements aux hanches des pattes ambulatoires. Les sillons du 2e tergite sont généralement très nombreux, et le nombre de ceux qui passent d'un côté à l'autre est plus élevé. Enfin *Stygioglomeris* se reconnaît encore à la présence d'une lame hyaline entre les cornes du syncoxite des pattes copulatrices, au moins dans deux des espèces connues (la 3e n'est représentée que par une femelle).

Cette lame hyaline manque chez *Adenomeris*, qui a cependant aussi une rainure longue au 2e tergite ; mais le genre de RIBAUT est suffisamment caractérisé par la présence le long du bord postérieur de glandes sécrétant une matière spontanément coagulable, pour ne pouvoir être confondu avec aucun autre genre.

CLEF DES ESPÈCES DU GENRE STYGIOGLOMERIS

1 (2). — Espèce de taille très faible et proportionnellement étroite (♀ : larg. mm. 0.960 ; long. mm. 2.592). — Lobes latéraux des tergites arrondis (fig. 96), le bord postérieur des deux avant-derniers lobes non échancrés. — Ariège : grotte d'Aurouze..... ***Stygioglomeris crinita***, n. sp.

2 (1). — Espèces plus grandes et notamment plus larges (minimum des ♀ adultes : larg. mm. 1.248 ; long. mm. 3.30). — Lobes latéraux plus anguleux (fig. 74-77) le bord postérieur du 10e et particulièrement du 11e lobe échancré. — Vallée du Rhône.

3 (4). — Deuxième tergite avec 7 à 9 sillons dont 3 ou 4 sont complets. — Dernier article des pattes copulatrices de forme usuelle .... ***Stygioglomeris Duboscqui***, n. sp.

4 (3). — Deuxième tergite avec 10 à 12 sillons, dont 4 à 7 sont complets. — Dernier article des pattes copulatrices trapu, plus conique que de coutume. — Taille plus élevée..... ***Stygioglomeris provincialis***, n. sp.

Stygioglomeris Duboscqui, n. sp.

Département de l'Ardèche (*France*). — Grotte du Château d'Ebbou, commune et canton de Vallon (29-VIII, 1909), n° 280.

Grotte de Maïagar, commune de Saint-Martin-d'Ardèche, canton du Bourg-Saint-Andéol (31-VIII, 1909), n° 284.

Département du Gard (*France*). — Grotte de Tharaux, commune de Tharaux, canton de Barjac (26-VIII, 1909), n° 275.

♀ :	longueur	mm. 4.	; largeur	mm. 1.600.	(Ebbou)
♀ :	—	mm. 3.61 ;	—	mm. 1.504.	(Tharaux)
♀ :	—	mm. 3.80 ;	—	mm. 1.500.	(Ebbou)
♀ :	—	mm. 3.80 ;	—	mm. 1.472.	(—)
♀ :	—	mm. 3.75 ;	—	mm. 1.344.	(Maïagar)
♀ :	—	mm. 3.75 ;	—	mm. 1.312.	(Tharaux)
♀ :	—	mm. 3.70 ;	—	mm. 1.280.	(Maïagar)
♀ :	—	mm. 3.60 ;	—	mm. 1.280.	(—)
♀ :	—	mm. 3.30 ;	—	mm. 1.248.	(Ebbou)
♀ :	—	mm. 3.30 ;	—	mm. 1.248.	(Tharaux)
juv. ♀ :	—	mm. 2.75 ;	—	mm. 1.056.	(Maïagar)
juv. ♀ :	—	mm. 2.30 ;	—	mm. 0.832.	(—)

Les mesures sont les suivantes pour chacune des grottes de :

Ebbou :	longueur	mm. 3.30 à 4. ;	largeur	mm. 1.248 à 1.600.
Tharaux :	—	mm. 3.30 à 3.75 ;	—	mm. 1.248 à 1.504.
Maïagar :	—	mm. 3.60 à 3.75 ;	—	mm. 1.280 à 1.344.

♂ :	longueur	mm. 3.80 ;	largeur	mm. 1.300.	(Ebbou)
♂ :	—	mm. 3.50 ;	—	mm. 1.248.	(Tharaux)
♂ :	—	mm. 3.50 ;	—	mm. 1.248.	(—)
♂ :	—	mm. 3.50 ;	—	mm. 1.216.	(Maïagar)
♂ :	—	mm. 3.40 ;	—	mm. 1.216.	(Ebbou)
♂ :	—	mm. 3.30 ;	—	mm. 1.184.	(Tharaux)
♂ :	—	mm. 3.20 ;	—	mm. 1.184.	(Maïagar)
♂ :	—	mm. 3. ;	—	mm. 1.120.	(—)
♂ :	—	mm. 3.10 ;	—	mm. 1.088.	(Ebbou)
♂ :	—	mm. 3. ;	—	mm. 1.024.	(Maïagar)
♂ :	—	mm. 3. ;	—	mm. 0.992.	(Ebbou)

Les mesures sont les suivantes pour chacune des grottes de :

Ebbou :	longueur	mm. 3. à 3.80 ;	largeur	mm. 0.992 à 1.300
Tharaux :	—	mm. 3.30 à 3.50 ;	—	mm. 1.184 à 1.248
Maïagar :	—	mm. 3. à 3.50 ;	largeur	mm. 1.024 à 1.216

Téguments entièrement dépigmentés, lisses et parsemés de nombreuses ponctuations du fond desquelles se dressent des crins très courts (ces crins ont été représentés sur une partie de la surface et sur le pourtour du 1er tergite (fig. 72) pour montrer leur écartement et leur longueur). Corps très bombé, proportionnellement plus étroit que chez *Spelaeoglomeris*. Cette différence de largeur a une répercussion sur bon nombre d'organes, entre autres sur les sclérites pleuraux et sur les hanches des pattes ambulatoires, qui présentent une sensible réduction de largeur par comparaison avec le genre de SILVESTRI.

Tête anguleuse ; chez un mâle de mm. 1.216 de large, elle mesure mm. 0.55 de long sur mm. 0.910 de large. Les faces latérales sont parallèles Le labre est muni d'une seule dent médiane. L'organe de Tömösváry (fig. 78) est un peu plus large que la cavité antennaire et environ une fois et demie aussi long qu'elle. Antennes (fig. 81) rapprochées à la base ; l'écart entre elles est inférieur à une fois et demie la cavité antennaire ; leur longueur est égale à la largeur de la tête. Mesures relevées au micromètre sur un mâle de mm. 1.216 de large, dont la tête mesurait mm. 0.910 de large : 1er article mm. 0.08 ; 2e art. mm. 0.10 ; 3e art. mm. 0.19; 4e art. 0.09 ; 5e art. mm. 0.09 ; 6e art. mm. 0.28; 7e et 8e art. mm. 0.08 ; longueur totale de l'antenne 0.910. Diamètre du 3e article mm. 0.095, du 6e mm. 0.130. Les antennes sont parsemées de soies courtes, plus denses vers l'extrémité de l'antenne qu'à sa base ; sur la face externe du 6e article, non loin de son extrémité, on remarque trois longues et fortes soies tenant lieu des bâtonnets sensoriels qui paraissent manquer totalement. Le 6e article est claviforme, non arqué. Le dernier porte quatre bâtonnets sensoriels aigus.

Gnathochilarium (fig. 80) analogue à celui de *Spelaeoglomeris ;* les pièces apicales externes sont surmontées chacune de trois bâtonnets, tandis que, sur les pièces internes, les éléments sensoriels sont agglomérés en faisceau et leur pointe est à peine saillante. La mandibule est conformée comme chez *Spelaeoglomeris*, de même l'hypopharynx, qui est constitué par une paire de pièces en croissant, munies d'un prolongement dentiforme, et réunies par des parties membraneuses. L'épipharynx (*ep*, fig. 79) est formé d'un feuillet de forme sub-ovale, à concavité postérieure, couvert de papilles.

Premier tergite (fig. 72) en segment de cercle ; son bord antérieur est faiblement proéminent au milieu. Il est un peu moins large que la tête (mm. 0.820) et sa largeur est à sa longueur (mm. 0.365) dans la pro-

portion de 9 à 4. Sa surface est recoupée par deux stries transversales complètes.

Le lobe latéral du second tergite (fig. 73) est assez brusquement épanoui au bord antérieur au-dessous du niveau de l'angle postérieur de la tête ; la courbe de ce bord est sensiblement régulière jusqu'à son croisement avec le bord du métatergite. La rainure est longue, le bord latéral du métatergite étant beaucoup plus arrondie que chez *Spelaeoglomeris*. Les sillons sont nombreux, généralement 8 plus rarement 7 ou 9. Ils ne sont pas confinés contre le bord antérieur du prétergite ; l'avant-dernier est à égal distance des deux bords et le dernier est plus rapproché du bord postérieur. Les 2 premiers sillons sont courts et fins et ne sortent pas du lobe latéral ; les 4 suivants sont très longs, ils atteignent la région dorsale du tergite et 3 d'entre eux, au moins, se confondent avec leur homologue du côté opposé ; les 2 derniers sont courts, le 9e, lorsqu'il existe, est rudimentaire. Dans les lobes latéraux des tergites 3 à 11, on reconnaît 3 sillons, comme dans le genre précédent, mais le sillon antérieur seul est prolongé sur la région dorsale et rejoint son homologue du côté opposé ; les deux autres sont écourtés ou rudimentaires. Lobe du 3e tergite à région antérieure très courte (fig. 74). A partir du 6e segment (fig. 75), on commence à distinguer une faible troncature oblique du lobe, troncature qui va en s'accentuant jusqu'au 11e tergite. L'angle antérieur de la troncature est toujours arrondi, mais l'angle postérieur devient aigu sur les tergites 10 et 11 (fig. 76-77), sans toutefois être jamais étiré en arrière, comme chez *Spelaeoglomeris ;* néanmoins le bord postérieur de ces deux lobes est un peu émarginé, plus faiblement sur le 10e que sur le suivant. Le dernier tergite est proportionnellement court ; le sillon submarginal du bord antérieur épouse la courbure des côtés et se poursuit le long du bord postérieur où il est à peine distinct.

Le coxoïde des pattes ambulatoires (fig. 88) est très peu développé en largeur et complètement indépendant de son voisin. Il n'existe pas de lobe latéral distinct. Le dernier article est très long ; il est parsemé de soies parmi lesquelles on distingue, particulièrement sur son arête dorsale, 2 soies fortes, mais courtes à peu de distance de l'extrémité, et sur l'arête ventrale, 3 (accidentellement 2) soies très longues et très fortes, et à côté de ces dernières, mais sur la face antérieure de l'article, 3 autres soies moins développées. La griffe est médiocrement allongée et aiguë.

Les pattes des 17e et 18e paires du mâle et les organes copulateurs sont construits sur le même type que chez *Spelaeoglomeris*, mais avec les

différences suivantes. — 17e paire (fig. 82 à 84) : les épanouissements coxaux sont plus réduits, ils n'atteignent pas l'extrémité du fémur ; celui-ci est généralement plus long que large, son angle distal interne est conique et muni d'une soie longue, mais le cône est court, obtus, et n'atteint jamais plus de la moitié de l'article suivant. Le tibia est conique ; dans un seul individu de la grotte du Château d'Ebbou il était étranglé à la base (fig. 84) ; il présente parfois une verrue piligère à l'intérieur, près de la base (Maïagar-Tharaux, fig. 83) ; son extrémité est surmontée d'une soie ou de deux.

18e paire de pattes sans particularités, les cornes du syncoxite sont seulement un peu moins développées (fig. 85). On constate ici aussi, une tendance à l'allongement du dernier article du télopodite dans des grottes données, mais cette tendance est encore trop peu accentuée pour qu'on puisse en tirer parti. Les proportions suivantes ont été obtenues au micromètre sur des individus de :

Château d'Ebbou,	longueur du 3e article		mm. 0.060,	du 4e mm. 0.153 ;
Tharaux	—	—	mm. 0.060,	— mm. 0.135 ;
Maïagar	—	—	mm. 0.050,	— mm. 0.120 ;

On voit que les formes des deux derniers gîtes sont plus rapprochées à cet égard l'une de l'autre que de la forme du Château d'Ebbou.

Le syncoxite des gonopodes présente ceci de particulier que les cornes sont réunies entre elles jusqu'à la moitié environ de leur longueur par un feuillet hyalin, transparent (*m*, fig. 86) ; par cela même les cornes paraissent beaucoup plus courtes. En outre, on ne voit pas trace sur les cornes des longues soies si développées chez *Spelaeoglomeris ;* par contre les crins de la face antérieure du syncoxite sont nombreux et plus visibles. Enfin le bord distal du 3e article du télopodite est muni, sur sa face postéro-interne, d'un tubercule fortement chitinisé (*nt*, fig. 87), comparable au prolongement fémoral, mais infiniment moins développé. Les articles du télopodite sont aussi parsemés de petites soies plus nombreuses.

Cette espèce est dédiée à notre excellent ami M. O. Duboscq, le savant professeur de Montpellier.

Stygioglomeris provincialis, n. sp.

(Fig. 89-95).

Département du Gard (*France*). — Grotte du Serre de Barry de Ferreol, commune de Saint-Privat-de-Champclos, canton de Barjac (27-VIII, 1909), n° 277.

Département des Bouches-du-Rhône (*France*). — Baume Roland, commune et canton de Marseille (14-V, 1911), n° 477.

3 ♀♀♀ adultes : longueur de mm. 5. à 5.50 ; largeur mm. 2.25 à 2.50.
1 ♂ adulte : longueur mm. 4.20 ; largeur mm. 1.600 ;
1 ♂ pseudomat. — mm. 2.60 ; — mm. 1.088 ;

Très voisin de *St. Duboscqui*, cette espèce s'en distingue par sa taille sensiblement plus forte ; le mâle adulte est plus grand d'un demi-millimètre et les femelles d'au moins un millimètre.

Les sillons du 2e tergite sont plus nombreux ; on en compte 10 (♂) dont 4 passent d'un côté à l'autre, ou 12 (♀) dont 6 à 7 traversent ou sont à peine interrompus sur la ligne dorsale.

Tergites semblables à ceux de l'espèce précédente.

Les pattes copulatrices sont plus trapues, les articles sont un peu plus larges, le 4e article du télopodite notamment est très court, comme le montre la figure 89, sur laquelle l'organe est vu dans tout son développement (non en raccourci).

L'angle interne du fémur de la 17e paire de pattes (fig. 90 et 91) est prolongé fortement, comme chez *Spelaeoglomeris*, et l'extrémité de ce prolongement dépasse sensiblement la moitié de la longueur de l'article suivant.

Les coxoïdes des pattes ambulatoires, pas plus que la 18e paire du mâle, ne présentent de caractères spécifiques ; ils sont conformés comme chez *Duboscqui*. La longueur des 2 derniers articles du télopodite de la 18e paire est dans le rapport de 3 à 7, soit à peu de choses près comme chez les individus de Tharaux (fig. 92).

Le mâle immature semble être au stade de *pseudomaturus*, possédant ses 12 tergites. Le télopodite de la 17e paire (fig. 94) est formé de 2 articles, dont le dernier est un bourgeon arrondi dépourvu de pilosité ; l'épanouissement latéral du coxoïde n'est pas encore formé. La 18e paire (fig. 95) est loin d'avoir atteint sa forme définitive ; la soudure des deux parties du syncoxite (*sco*) n'est pas encore réalisée, les deux coxoïdes sont écartés et reliés seulement par une bride membraneuse ; les articles sont trapus et le dernier est difforme, en massue.

Les gonopodes (fig. 93) sont proportionnellement moins développés que chez le *pseudomaturus* de *Spelaeoglomeris*, que nous avons eu l'occasion d'examiner. Le syncoxite, insuffisamment chitinisé, s'est déchiré au cours de la dissection. La partie chitinisée des articles est asez ferme ;

mais le premier appendice digitiforme n'a encore que la moitié de sa taille, le second est à l'état embryonnaire, le développement du 2e article est à peine esquissé et les parties membraneuses ne sont pas encore reconnaissables. Le dernier article n'a pas encore sa forme définitive.

Remarque. — L'aspect du dernier article des gonopodes du mâle (fig. 89) pourrait amener à supposer que nous n'avons pas eu un adulte entre les mains ; cependant, étant donné d'une part que le reste des gonopodes semble être à son complet développement, et que d'autre part nous connaissons un autre stade qui semble bien être celui qui précède le stade maturus, nous ne pensons pas qu'on doive s'arrêter à cette supposition. On serait plus autorisé, semble-t-il, à identifier ce stade avec celui de *maturus junior* (ou petit mâle) ; mais, en cet état, les gonopodes sont conformés exactement comme chez les *maturus senior*. Reste enfin la possibilité d'une malformation, peu probable, elle aussi, puisque les deux côtés de l'organe sont conformés de même.

Stygioglomeris crinita, n. sp.

(Fig. 96).

Département de l'Ariège (*France*). — Récoltes faites à l'entrée de la grotte d'Aurouze, commune de Montferrier, canton de Lavelanet, (20-VII. 1907), nº 202.

Une ♀ mesurant mm. 2.592 de longueur et mm. 0.960 de largeur, possédant 12 tergites et 17 paires de pattes.

Bien que ne disposant que d'un échantillon unique, nous croyons pouvoir, sans hésitation, le considérer comme le type d'une espèce nouvelle.

Il présente en effet ceci de particulier d'être comparativement plus étroit que son congénère, *St. Duboscqui*. En outre, la comparaison des figures 96 et 73-77 montre que la rainure du 2e tergite est plus longue, que les lobes latéraux des tergites suivants sont plus larges et plus arrondis et que le bord postérieur des tergites 10 et 11 n'est pas échancré. A ces particularités s'ajoute encore le grand éloignement des gîtes.

Il y a donc tout lieu d'admettre que nous sommes en présence d'une autre espèce ; et même au cas où, cependant, il s'agirait de la même espèce, il y aurait lieu, en raison de la structure de ses tergites, de distinguer la forme de l'Ariège de celles de la vallée du Rhône.

Le fait que cet individu a été rencontré à l'entrée d'une grotte prouve

que ces formes doivent exister en surface dans des conditions probablement analogues à celles dans lesquelles vit *Adenomeris hispida*, à laquelle elles sont apparentées.

II. PARTIE ANALYTIQUE

I. SYSTÉMATIQUE

La première question qui se pose à l'esprit est celle de savoir dans quel groupe du système des *Oniscomorpha-Plesiocerata* les formes que nous venons de décrire doivent être introduites.

A la suite d'une étude comparative entre *Adenomeris* et *Gervaisia*, VERHOEFF (**1912**. Zool. Anz., XXXIX, n° 11-12, p. 401 et s. s.) a donné, sous forme de tableau dichotomique, une classification que nous voudrions examiner ici, parce qu'il y a lieu de la modifier pour la réception des formes étudiées dans les pages qui précèdent.

VERHOEFF commence par séparer les *Plesiocerata* en deux familles, *Gervaisiidae* et *Glomeridae*. Les caractères qui distinguent les *Gervaisiidae* sont, d'après lui, les suivants : « Duplicatures des tergites du tronc garnies d'une rangée de piliers duplicaturaux. Deuxième tergite avec une « courte rainure au bord postérieur. Lobe latéral du même tergite pré« sentant une grande fossette auriculaire entourée d'une collerette. « Lobes des tergites médians creusés de sillons. La région postérieure des « tergites ou bien est simplement pourvue d'un bourrelet transversal « arrondi, ou bien constitue une crête transversale plus ou moins déve« loppée. Les lobes des tergites médians sont pourvus, en dessous, de « protubérances suprapleurales (suprapleurallappen). Tergites présen« tant des rangées transversales de verrues surmontées de bâtonnets ».

Par opposition aux caractères précédents, ceux des *Glomeridae* sont :

« Pas de piliers duplicaturaux. Rainure du deuxième tergite variable « comme position. Jamais de fossette auriculaire ni de collerette. Ter« gites médians sans sillons dans les côtés et sans bourrelets ni crêtes « dans la région postérieure. Protubérances suprapleurales nulles ou « représentées tout au plus par des verrues (Zapfen). Tergites sans « rangées de verrues, rarement avec des bâtonnets. »

Cette classification a pour but d'isoler complètement *Gervaisia* de toutes les autres formes. Elle a le désavantage, à notre point de vue, de ne pas tenir compte des affinités de ce genre avec une série d'autres formes, telles que *Adenomeris*, *Spelaeoglomeris* et *Doderoa*. On ne peut toutefois pas faire un reproche à VERHOEFF de ne pas avoir pris en considération ces affinités : VERHOEFF ne connaissait probablement *Spelaeoglomeris* et *Doderoa* que par les descriptions de SILVESTRI, descriptions qui, non accompagnées de figures suffisantes, n'en donnent qu'une idée incomplète ; quant aux affinités d'*Adenomeris* avec *Gervaisia*, il était difficile de les apprécier en l'absence de termes de passage. Il y a par conséquent à réviser les caractères distinctifs choisis par VERHOEFF, puisque *Doderoa* ne peut rentrer dans aucun des groupes définis par lui. *Doderoa* a, en effet, des fossettes auriculaires, mais pas de piliers duplicaturaux ; elle a, comme *Gervaisia*, la région postérieure des tergites soulevée en bourrelets transversaux, mais, en lieu et place des rangées transversales de verrues et de bâtonnets, elle a des côtes longitudinales, etc.

D'autre part une chose frappe, à première vue, dans les premiers groupes proposés par VERHOEFF, c'est que les caractères sont tous empruntés à la structure des téguments externes. Aucun compte n'est tenu des différences qui existent dans la composition des pattes copulatrices ni des autres caractères sexuels du mâle. VERHOEFF n'a recouru à ces organes que dans les divisions ultérieures de sa famille des *Glomeridae ;* et pourtant, déjà en **1910** (41e Aufsatz, Sitz. Ges. naturf. Freunde, Berlin, 1910, n° 5), il insistait sur la structure des gonopodes de *Hyleoglomeris*, sans mentionner qu'elle est identique à celle des gonopodes de *Gervaisia*.

VERHOEFF est d'avis que l'on ne peut pas traiter les *Oniscomorpha* (et probablement tous les *Opisthandria*) comme les groupes de *Proterandria*. Les *Oniscomorpha*, et, par conséquent les *Plesiocerata* qui nous occupent, sont, à n'en pas douter, des formes parvenues à leur équilibre morphologique actuel plus tardivement que les autres Diplopodes ; ce sont des formes d'apparition plus récente et c'est ce qui explique la grande monotonie de leur structure et l'absence de différenciation tranchée entre les espèces. Et sur ce point, nous sommes parfaitement d'accord avec lui.

Ce degré d'évolution implique par cela même que les variations qu'on observe ont une signification, une valeur autre que n'auraient ces mêmes variations chez des *Proterandria*, chez les *Ascospermophora*, par exemple.

Mais il ne s'en suit pas qu'on doive donner aux caractères tirés du deuxième tergite la préséance sur ceux tirés des organes sexuels, sous prétexte que les premiers sont plus fortement accusés que les seconds. Il faut tenir compte de ce fait que les parties du corps constituant la carapace externe de nos animaux (et, par conséquent, du deuxième tergite) sont bien plus aptes à varier que les organes de la reproduction. Exposés directement à l'action des agents extérieurs, les téguments réagiront bien plus promptement que ne le peuvent faire les organes sexuels et leurs annexes qui, eux, ne sont influencés que par contre coup, pour ainsi dire. Aussi, telle modification des téguments, si profonde qu'elle puisse paraître, ne pourra jamais avoir qu'une signification secondaire par comparaison avec une modification, même faible, qui se sera produite dans les organes sexuels et leurs annexes. C'est pourquoi, avant de nous adresser aux particularités de structure des téguments, pour y puiser les caractères différentiels des grands groupes de *Plesiocerata*, préférons-nous chercher ces caractères dans les pattes copulatrices et dans les pattes des 17e et 18e paires du mâle.

Cette méthode va nous amener à admettre quatre types, sur lesquels trois types principaux sont plus ou moins largement représentés et sont, tout au moins, bien connus, et un type moins répandu et que nous ne connaissons que par les descriptions de Verhoeff. L'un de ces types principaux est celui qui nous est fourni par *Gervaisia* (pour emprunter un exemple bien connu), l'autre est celui présenté par les espèces communes de *Glomeris*, le troisième est caractéristique du genre *Glomeridella*. Nous examinerons en dernier le quatrième type, celui de *Typhloglomeris*.

Type Gervaisia. — Les pattes copulatrices sont caractérisées par la présence simultanée des parties suivantes : deux longs appendices digitiformes surmontés d'une soie, l'un à l'extrémité du préfémur, l'autre à l'extrémité du fémur ; un long prolongement chitinisé au fémur, bien distinct de l'article qui le porte, et deux sacs membraneux proéminents, dont l'un est accolé à l'extrémité du prolongement chitinisé du fémur, et l'autre émerge de la membrane articulaire qui relie le tibia au tarse. Les coxoïdes de la 18e paire de pattes sont soudés en un syncoxite qui supporte des télopodites de 4 articles. Les coxoïdes de la 17e paire sont indépendants et les télopodites sont rudimentaires, réduits à 2 articles. C'est le type qui a été décrit tout au long dans les pages qui précèdent, car il existe, non seulement chez *Gervaisia*, mais aussi chez

Doderoa, *Stygioglomeris*, *Spelaeoglomeris* et *Adenomeris*. Dans tous ces genres les pattes copulatrices et les pattes des 17e et 18e paires sont identiques ; dans les pattes copulatrices notamment tous les éléments se retrouvent également développés et ne présentant que de faibles oscillations dans la forme comme celles que nous avons eu l'occasion de signaler entre *Spelaeoglomeris* et *Stygioglomeris*, par exemple.

Type Glomeris. — Ce type est aussi uniforme que le précédent si nous ne considérons que le genre *Glomeris* dans son sens étroit, dont les espèces et les variétés sont si nombreuses en Europe. Dans les pattes copulatrices il existe un rudiment d'un troisième appendice digitiforme sétifère au 3e article du télopodite ; par contre, il n'existe pas trace du long prolongement chitinisé fémoral ; dans ce cas, le sac membraneux semble émerger de la membrane qui relie le 2e article au 3e. Les pattes de la 18e paire sont constituées par un syncoxite portant des télopodites de 4 articles ; tandis que celles de la 17e paire se composent de coxoïdes indépendants et de télopodites de 5 articles.

Puis, à côté de cette structure typique, il existe des variantes qui ne semblent pas pouvoir en être séparées, et qui constituent des types secondaires que nous passerons en revue tout à l'heure.

Type Glomeridella. — Ce type est limité au genre *Glomeridella*. Il est caractérisé par les télopodites des pattes copulatrices de trois articles seulement, au lieu de 4. Les appendices digitiformes et les sacs membraneux font complètement défaut (fig. I). Par contre, le deuxième article est pourvu d'un fort prolongement auquel peut s'opposer le dernier article, qui est très court. Les membres de la 18e paire sont indépendants, reliés qu'ils sont par des parties membraneuses ; leurs télopodites sont de 4 articles, dont le deuxième est évasé à l'ex-

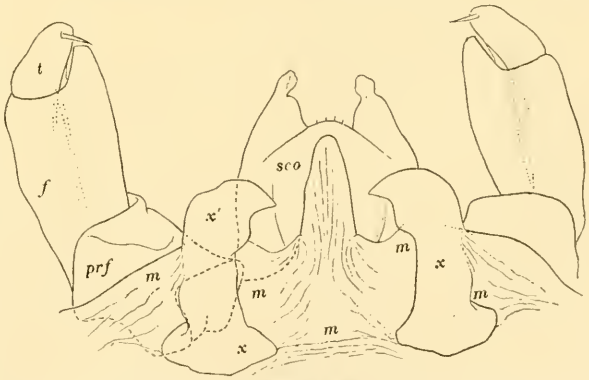


Fig. I. — Gonopodes de *Glomeridella Kervillei* Ltz., face postérieure. — *x*, pièces chitinisées, épaississements de la membrane, *m* ; *sco*, syncoxite des gonopodes, dont la face postérieure est profondément échancrée, l'échancrure étant comblée par un prolongement de la membrane ; *prf*, préfémur ; *f*, fémur ; *t*, tibia-tarse. (Le bord proximal du préfémur et la partie cachée du contour du syncoxite sont visibles par transparence, mais n'ont été représentés qu'à gauche, pour ne pas surcharger la figure.)

trémité et forme pince avec le concours des 2 articles apicaux, qui sont courts. La 17e paire de pattes est conformée comme chez *Gervaisia*, le téleopodite est rudimentaire et formé de 1 article, ou de 2 articles plus ou moins distinctement délimités. Enfin toutes les espèces connues ne présentent que 11 tergites au lieu de 12.

A ce propos, nous relevons dans VERHOEFF (Nova Acta, **1910**, p. 158) le passage suivant :

« Die Telopodite des 19 Beinpaares (Telopoden) von *Glomeridella* « hat Brölemann, 1895, angegeben als « composée de *trois* articles » und « stimmt auch hierin wieder mit Latzel überein, während er sie bei « seiner *vasconica* als *viergliedrig* beschrieben und abgebildet hat, « also ähnlich dem von *Glomerellina* (Abb. 9) dargestellten Fall. Nun « habe ich aber den beweglichen Zangenfinger von *Glomeridella Kervillei* « keineswegs einfach gefunden, sondern *zweigliedrig*, das erste Glied des « Fingers innen und aussen gegen das letzte deutlich abgesetzt und « auch im übrigen eine Abgrenzungslinie erkennbar, die wohl etwas « feiner ist als das bei den meisten anderen Gliedergelenken der Fall « ist und darauf hindeutet, dass die beiden Glieder des beweglichen « Zangenfingers nur noch wenig gegeneinander beweglich sind, aber « eine Zweigliedrigkeit des Zangenfingers nicht in Frage stehen kann. « Auch nach diesem Merkmal kann ich also die Untergattung *Protoglo-* « *meris* nicht aufrecht halten ».

Nous avouons n'avoir pu, malgré l'examen le plus attentif, découvrir la moindre trace de division dans le dernier article des gonopodes d'individus de *G. Kervillei* du Nord de la France, pas plus d'ailleurs que chez ceux des Pyrénées. VERHOEFF, d'autre part, a publié deux espèces du même genre (1912. Stz. Ges. naturf. Freunde, Berlin, n° 8) dotées d'un télopodite de trois articles ; comment se fait-il qu'il n'y soit plus question de la «Zweigliedrigkeit » du dernier article de *Kervillei ?* Le fait vaut cependant la peine d'être mentionné ! Sans contester toutefois que cet article puisse être le résultat de la fusion de plusieurs articles, nous continuons à le compter pour un seul article, et à maintenir ce caractère différentiel entre *Glomeridella* d'une part et *Protoglomeris* + *Glomeris* + *Onychoglomeris*, d'autre part.

Ce type, qui est déjà bien distinct des précédents, en diffère encore par l'existence d'une disposition particulière dont on n'a jamais encore parlé, que nous sachions. Chez *G. Kervillei*, par exemple, il existe en arrière des pattes copulatrices un bandeau à peine chitinisé qui isole

complètement ces organes des valves anales[1]; entre ce bandeau et la base des préfémurs, la membrane qui, d'ordinaire, présente des boursouflements en coussinets, est chitinisée de chaque côté ; ces plaques chitinisées prennent l'aspect de pièces distinctes (*x*, fig. 1), à tronc grêle surmonté d'un renflement en tête d'oiseau (*x'*). Lorsque l'organe copulateur est rétracté, le bec de chaque pièce est logé dans la concavité latérale correspondante de la base du syncoxite des pattes copulatrices ; lorsque l'appareil est dévaginé, la pièce en question prend la position représentée par la figure 1. VERHOEFF, dans son dessin des pattes copulatrices de *Glomeridella Larii* (**1912**, loc. cit. p. 423), figure l'extrémité d'une pièce analogue et la désigne (par l'indice *w*) comme le prolongement du préfémur ; cette indication résulte certainement d'une inadvertance, car cette pièce est complètement indépendante du préfémur, placée qu'elle est en arrière de lui et environnée de toutes parts de membranes. Nous n'avons pu jusqu'ici établir l'homologie de cette pièce autrement que comme un épaississement de la membrane, et nous n'avons pu y voir qu'une disposition en rapport avec la faculté de l'animal de rétracter dans l'intérieur du corps ses 18e et 19e paires de membres. Cette faculté, qui est peut-être plus développée ici que chez d'autres Glomerides, est en relation avec la brièveté du corps de l'animal.

Type TYPHLOGLOMERIS. — De ce type, il n'existe que deux représentants à pattes copulatrices très simples. Pas d'appendices digitiformes ; pas de prolongement chitinisé au 2e article ; un seul sac membraneux rudimentaire entre le 3e et le 4e article. Les pattes de la 18e paire ont un syncoxite très réduit, et des télopodites de 4 articles, dont le premier ou le second peuvent subir une modification profonde. Le télopodite de la 17e paire est de 3 articles, le dernier pouvant offrir des traces de segmentation.

De ces quatre types, les trois premiers sont certainement bien caractérisés et doivent être tenus séparés. Quant au dernier, *Typhloglomeris*, qui est évidemment un type aberrant, et que nous ne connaissons que par les écrits de VERHOEFF, il se pourrait que de nouvelles découvertes mettent en évidence des affinités non apparentes aujourd'hui, et obligent à le fusionner avec l'un ou l'autre des types précédents. Mais actuellement, et sans vouloir préjuger de l'avenir, nous adoptons ces

(1) Ce bandeau existe chez d'autres types.

quatre types comme caractéristiques d'autant de familles, qui sont :

1° TYPHLOGLOMERIDAE ; 3° GLOMERIDELLIDAE ;
2° GLOMERIDAE ; 4° GERVAISIIDAE.

Les familles des *Typhloglomeridae* et des *Glomeridellidae* ne se composent chacune que d'un genre et n'offrent pas matière à des subdivisions.

Au contraire, la famille des *Glomeridae* va comprendre une dizaine de genres. Dès que nous sortons des limites du genre *Glomeris* pr. d., le genre type, nous nous trouvons en présence de variations parfois très sensibles, qui s'enchaînent les unes aux autres de telle sorte qu'elles ne semblent pas pouvoir être séparées du type principal, mais qui peuvent servir de base à des groupements secondaires.

Une première variante consiste dans l'addition aux gonopodes de *Glomeris* d'un épanouissement fémoral. Cet épanouissement se rencontre à l'angle distal postéro-interne de l'article ; il affecte la forme d'un lobe arrondi qui n'est pas séparé du corps de l'article et qui, étant dirigé horizontalement, ne fait qu'à peine saillie sur le niveau du bord de l'article ; le sac membraneux interarticulaire occupe la même place que chez *Glomeris*. Cette structure est celle de *Loboglomeris ;* elle s'accompagne de diverses particularités sur lesquelles VERHOEFF a basé son genre.

Cette structure se rapproche évidemment de celle de *Gervaisia ;* mais bien qu'il soit possible que l'épanouissement de *Loboglomeris* soit l'homologue du prolongement de *Gervaisia*, il n'en subsiste pas moins des différences bien nettes qu'on peut opposer de la façon suivante :

Gervaisia	*Loboglomeris*
Le prolongement porte, à sa base, une échancrure indiquant la limite entre le bord de l'article et le prolongement.	Rien n'indique où cesse le bord de l'article et où commence l'épanouissement.
Le prolongement fait saillie sur le bord de l'article de toute sa longueur qui est égale à celle de l'article lui-même.	L'épanouissement est partie intégrante du bord de l'article et ne forme en avant qu'une saillie insignifiante.
Le sac membraneux est déplacé ; il est porté par le prolongement, de l'extrémité duquel il semble se détacher	Le sac membraneux émerge de la membrane qui relie le 2e au 3e article, comme chez *Glomeris*.

Comme on ne connaît pas de termes de passage entre les deux structures, on est en droit de les considérer comme distinctes ; et on est d'autant plus fondé à réunir *Loboglomeris* à *Glomeris* que ces deux genres présentent des affinités évidentes tant dans les détails de leurs téguments que dans leur répartition à la surface du sol.

Il est cependant des cas où l'épanouissement fémoral prend un développement plus considérable. C'est ainsi que si nous passons de *Glomeris* à *Schismaglomeris* et à *Onychoglomeris*, puis à *Protoglomeris* et aux Glomerellines, nous assistons à son accroissement progressif. Dans les deux premiers genres, il conserve encore son caractère d'épanouissement ; mais chez les derniers, il serait plus approprié de parler de prolongement, celui-ci « faisant saillie sur le bord de l'article de toute sa longueur qui est égale à celle de l'article lui-même ». Mais alors, fait remarquable et qui tend à nous éloigner de plus en plus des *Gervaisia*, à mesure que nous descendons cette série[1], nous assistons d'abord à une réduction (*Schismaglomeris*, *Onychoglomeris*) puis à une disparition complète (*Protoglomeris*, Glomerellines) des appendices digitiformes du fémur et du préfémur et des sacs membraneux. Il semble que, dans cette série, il y ait incompatibilité de coexistence des deux caractères, prolongement fémoral d'une part et appendices digitiformes et sacs membraneux de l'autre, et que le développment de l'un doive être en raison inverse de celui des autres[2]. Cette incompatibilité ajoute à l'intérêt et à la valeur qui s'attache aux appendices et aux sacs, organes déjà si curieux par eux-mêmes ; et nous nous sentons de ce fait autorisés à grouper toutes les formes des *Glomeridae* qui en sont pourvues, à quelque degré de développement que ce soit, dans une sous-famille, celle des *Glomerinae*.

D'autre part, il ne nous a pas paru possible de réunir dans la même sous-famille *Protoglomeris* et les Glomerellines, qui ont cependant en commun la forme générale des pattes copulatrices. Les Glomerellines ont en effet ceci de particulier de n'avoir pas de rainure caractérisée au deuxième tergite ; l'absence de rainure est compensée par la présence de butoirs suprapleuraux qui n'existent ni chez *Protoglomeris*, ni chez les *Glomerinae*. En outre, les coxoïdes de la 18e paire du mâle ne sont pas

(1) Nous considérons que *Glomeris* est un terme élevé de la série et que, dans l'ordre où nous présentons ces genres, nous nous rapprochons des formes archaïques ; c'est par suite des nécessités du texte que nous procédons d'une façon si peu naturelle, et que nous sommes amenés à parler de disparition des appendices et des sacs membraneux au lieu de parler de leur apparition.

(2) Cette incompatibilité ou bien est limitée aux *Glomerinae*, ou bien n'est qu'apparente, puisque les deux natures d'organes se rencontrent simultanément chez les *Gervaisiidae*.

encore soudés en un syncoxite. Cet ensemble de caractères spéciaux que nous jugeons être l'indice d'une évolution peu avancée, nous a décidé à tenir séparé *Protoglomeris* des Glomerellines et à ériger pour ces formes les sous-familles des *Protoglomerinae* et des *Glomerellininae*.

Comme on vient de le voir, tous les caractères utilisés pour les subdivisions des *Glomeridae* sont empruntées aux organes copulateurs et à leurs annexes. C'est tout à fait exceptionnellement que nous avons eu recours à un caractère des téguments. Cet exclusivisme est en harmonie avec l'opinion que nous émettions au début que les caractères extérieurs doivent céder le pas aux caractères sexuels ; mais il est aussi en quelque sorte imposé par la grande monotonie de structure du revêtement externe. Ici, la surface des téguments est unie ; pas de côtes, ni de crêtes, pas d'excavations en fossettes ni de boursouflements, pas même de glandes épidermiques spéciales. C'est à peine si on constate, de temps à autre, sur le dernier tergite, des plissements en relation plus ou moins directe avec le sexe de l'animal, ou des oscillations dans la structure des lobes de certains tergites. Dans divers travaux Verhoeff s'est attaché à analyser ces oscillations ; avec son talent habituel, il a signalé les variations qu'on observe dans la forme et la position de la rainure du 2e segment et dans le développement du lobe du tergite suivant. Mais, en raison des notions un peu vagues que fournissent ces structures, nous considérons qu'on ne peut leur demander que la confirmation éventuelle des coupes adoptées.

Tout autres sont les conditions lorsqu'on aborde l'étude des *Gervaisiidae*. A l'inverse de ce qui se produit pour les *Glomeridae*, ce sont les organes sexuels qui offrent une frappante monotonie de structure, et ce sont, au contraire, les téguments qui présentent des particularités aussi étranges que variées. C'est ici que les travaux de Verhoeff, joints aux renseignements que nous avons condensés dans la première partie de ce travail, vont porter tous leurs fruits ; c'est dans les lignes du savant allemand, citées plus haut, que nous allons puiser des criteriums pour les subdivisions des *Gervaisiidae*. Ces criteriums ayant été déjà suffisamment décrits, nous nous bornerons à les énumérer, pour ne pas allonger inutilement ce texte.

Nous proposons de diviser les *Gervaisiidae* en deux sous-familles, savoir :

Gervaisiinae, avec la tribu des *Gervaisiina* et celle des *Doderoina* ; et Adenomerinae, avec les tribus des *Adenomerina* et des *Spelaeoglomerina*. Les caractères distinctifs de ces coupes sont les suivantes :

GERVAISIINAE. — Lobes latéraux du 2e tergite creusés d'une fossette auriculaire. Région postérieure des tergites soulevée en bourrelet transversal. Téguments semés de glandes à cupule.

GERVAISIINA. — Duplicatures des tergites du tronc garnies d'une rangée de piliers duplicaturaux. Rainure du lobe latéral du 2e tergite très courte, champ prémarginal découvert, le bord du métatergite étant érigé en collerette. Lobes latéraux des tergites médians pourvus, en dessous, de butoirs suprapleuraux (Suprapleurallapen)1. Région postérieure, soulevée, des tergites avec des rangées transversales de verrues surmontées d'excroissances en forme de bâtonnets ou de crêtes. Téguments hypercalcifiés. Onze tergites. — Genre *Gervaisia*.

DODEROINA. — Pas de piliers duplicaturaux. Rainure du lobe latéral du 2e tergite très longue ; champ prémarginal recouvert par le bord du métatergite qui n'est pas érigé ; butoirs suprapleuraux des tergites moyens réduits à des épaississements du bord antérieur des lobes. Région soulevée des tergites avec des côtes longitudinales. Téguments normaux. Douze tergites. — Genre *Doderoa*.

ADENOMERINAE. — Pas de fossettes auriculaires au 2e tergite. Région postérieure des tergites non soulevée, au même niveau que la région antérieure, unie, sans côtes ni verrues. Pas de glandes à cupule. — Pas de piliers duplicaturaux. Rainure du 2e tergite plus ou moins développée, mais jamais aussi réduite que chez *Gervaisia*. Pas de butoirs suprapleuraux, les épaississements qui les remplacent sont des plus réduits. Douze tergites.

SPELAEOGLOMERINA. — Pas de glandes épidermiques spéciales. Genres *Spelaeoglomeris*, *Stygioglomeris*, *Geoglomeris*.

ADENOMERINA. — Des amas de glandes disposées transversalement en rangées parallèles au bord postérieur des tergites et suintant une matière qui se coagule en bâtonnets érigés. — Genre *Adenomeris*.

Nous ne pensons pas qu'on puisse soulever d'objections à l'ordre adopté dans ce système. C'est aux *Typhloglomeridae* qu'est réservé l'échelon inférieur en raison de la conformation simple de leurs gonopodes.

Puis vient la série des *Glomeridae*, avec des gonopodes de plus en plus complexes, mais toujours composés de 4 articles. Cette série se place ici dans le sens opposé à celui dans lequel nous l'avons examinée précédemment. A la base ce sont les *Glomerellininae*. De celles-ci, on ne connaissait jusqu'ici que le genre *Glomerellina* de SILVESTRI. Il en existe un autre, *Eupeyrimhoffia*, dont nous devons la connaissance aux actives recherches en Algérie de notre savant collègue et ami M. P. de PEYERIMHOFF, et qui sera décrit prochainement dans d'autres pages. Il nous suffira de dire ici que le seul représentant de ce genre est une magnifique espèce de surface, à téguments fortement chitinisés, mesurant jusqu'à 26 mm. de long sur

(1) Pour l'origine de ces butoirs, voir plus loin page 435.

mm. 15.50 de large. Elle se rapproche étonnamment de *Glomerellina* par la forme de ses organes sexuels et particulièrement par la division des coxoïdes de la 18e paire de pattes du mâle. Quant à la rainure du 2e tergite elle fait complètement défaut, car le bord postérieur du métatergite se perd dans la surface du bord du prétergite au point précis où il se superpose à lui; par contre, il existe de robustes butoirs suprapleuraux. Enfin, *Glomerellina* n'a que 11 tergites, alors que chez *Eupeyerimhoffia*, on en distingue 12, le 11e étant soudé au dernier.

Au-dessus des *Glomerellininae*, prend place le genre *Protoglomeris*, à gonopodes simples encore, mais à rainure normalement constituée ; les butoirs font totalement défaut, et le nombre des tergites est réduit à 11. Avec les genres *Onychoglomeris* et *Schismaglomeris* des *Glomerinae* apparaissent les appendices digitiformes et les sacs membraneux qui atteignent tout leur développement chez *Glomeris* et *Loboglomeris*.

Une place à part est certainement à réserver aux *Glomeridellidae*, caractérisées par un degré d'évolution sensiblement supérieur à celui de toutes les autres formes ; cette supériorité se traduit, on s'en souvient, par une réduction du nombre des articles des gonopodes. Ceci n'implique toutefois pas que nous considérons les *Glomeridellidae* comme les descendants directs de *Glomeris ;* l'absence des appendices digitiformes et des sacs membraneux paraît s'opposer à cette conception. Il est plus probable qu'elles constituent un rameau qui s'est séparé du phyllum des *Glomerinae* avant que ces dernières ne soient parvenues au degré d'évolution que nous leur reconnaissons aujourd'hui ; et ceci expliquerait la coexistence simultanée chez les *Glomeridellidae* de caractères archaïques et de caractères indiquant une évolution nettement en progrès.

Il semblerait qu'une évolution aussi avancée dût amener à classer les *Glomeridellidae* après la famille des *Gervaisiidae* dont les gonopodes sont de 4 articles. Si nous n'adoptons pas cette méthode, c'est que nous considérons que les *Gervaisiidae* constituent un phyllum distinct des familles précédentes. En effet, indépendamment de l'uniformité, déjà mentionnée, de leurs caractères sexuels qui suffit à elle seule pour grouper ces formes, il ne manque pas, dans leur revêtement externe et dans leur mode d'existence, d'analogies qui les rapprochent encore. Ce sont toutes de petites espèces, ne dépassant pas 5 millimètres de longueur, dépourvues de pigmentation ; un bon nombre d'entre elles sont cavernicoles, ou, ce qui revient au même, terricoles et celles qu'on recueille en surface

vivent très dissimulées dans des gîtes obscurs ; leurs habitats respectifs offrent donc une similitude indiscutable. Elles présentent souvent, notamment sur le 2e tergite, des sillons nombreux, et il arrive fréquemment que ces sillons sont doublés d'arêtes, qui se décomposent en chaînes de granules. Toutes ont les lobes du 3e tergite (4e de VERHOEFF) construits suivant le type des *Stenopleuromeris* de VERHOEFF, c'est-à-dire que la zone antérieure de ce lobe est très réduite, fuyante pour ainsi dire, et jamais anguleuse. Enfin c'est dans ce groupe que s'observent les seuls cas connus de glandes épidermiques spéciales telles que les glandes à cupule des *Doderoa* et des *Gervaisia* ou les glandes à sécrétions spontanément coagulables comme chez *Gervaisia* et *Adenomeris*. Il est évident que, prises isolément, ces analogies n'auraient que bien peu de valeur ; mais si nous les groupons autour de ce criterium fondamental, qui est l'identité de structure des gonopodes, nous obtenons un faisceau de caractères dont l'homogénéité et l'importance cessent d'être négligeables.

On nous objectera peut-être que, à un groupe aussi homogène, nous ne trouvons aucun groupement équivalent à opposer dans l'ensemble des autres espèces de *Plesiocerata ;* que, même en mettant à part les *Typhloglomeridae* et les *Glomeridellidae*, la famille principale, celle des *Glomeridae*, présente des variations remarquables dans les organes sexuels de ses représentants ; que nous n'appliquons pas une méthode unique aux différents groupes de notre système. Nous ne croyons pas qu'une objection de cette nature, si elle se produisait, puisse être valable car, dans cette question, intervient un facteur important, celui de l'habitat des espèces de chaque groupe et des conditions biologiques de leur existence. On ne saurait trop insister, en effet, sur le fait que les *Gervaisiidae* sont des terricoles. Toutes se trouvent donc soumises à des conditions d'existence extrêmement uniformes. Elles sont toutes condamnées à un régime alimentaire identique. Pour les unes comme pour les autres, les oscillations de température sont réduites au minimum possible. Les variations hygrométriques elles-mêmes ne peuvent avoir sur elles d'influence appréciable puisqu'elles peuvent se soustraire à une deshydratation trop accentuée en gagnant dans les profondeurs du sol des strates plus humides. Elles n'offrent donc pas prise à l'action d'un certain nombre d'agents atmosphériques, précisément les plus importants, auxquels les formes de surface, comme les *Glomeridae*, sont inéluctablement exposées. Il ne serait donc pas logique de chercher à faire entre les deux groupes un rapprochement comparatif, puisqu'on

ne peut comparer que des choses égales entre elles. Au reste, une objection de ce genre n'infirmerait le groupement des *Gervaisiidae* (tel que nous le concevons) que si l'on voulait systématiquement méconnaître la valeur des données fournies par la structure des organes copulateurs, données qui, dans la classification de tous les autres groupes d'*Opisthogoneata*, ont fourni de si heureux résultats.

En l'absence des indications fournies par les caractères sexuels, il n'est guère possible de discerner, au premier abord, dans quel ordre doivent être placées les deux sous-familles des *Gervaisiinae* et des *Adenomerinae*. Heureusement les travaux de VERHOEFF ont attiré l'attention sur les dispositions fort curieuses qui ont trait à l'enroulement de ces animaux. Grâce à lui nous savons que, chez *Glomerellina*, la rainure est très courte ; son dessin du lobe latéral du 2e tergite (Nova Acta, **1910**, fig. 3) nous la montre inférieure au quart de la longueur totale du lobe latéral. Chez le nouveau genre *Eupeyerimhoffia*, elle est tellement réduite qu'elle n'existe pas à proprement parler. Si l'on envisage que, à d'autres points de vue, les Glomerellines sont les moins évoluées de toutes les Plesiocerates (*Typhloglomeris* excepté), on est conduit à admettre que le développement de la rainure est en rapport direct avec l'évolution de ces êtres. Par conséquent les *Gervaisia* étant, de toutes les *Gervaisiidae*, celles dont la rainure est la moins développée, il est naturel de les placer à la base du groupe qui les renferme ; les *Gervaisiinae* se rangeront donc au-dessous des *Adenomerinae*, et, dans la sous-famille des *Gervaisiinae*, les *Gervaisia* occuperont le rang inférieur par rapport aux *Doderoina*. Le même principe nous guidera dans la disposition des tribus des *Adenomerinae*, bien qu'ici la question soit plus complexe et les données que nous possédons soient moins concluantes.

Ayant été amenés à parler de la rainure du deuxième tergite, nous ne voudrions pas abandonner ce sujet sans dire quelques mots d'une autre structure qui est en relation étroite avec la première ; c'est celle des butoirs suprapleuraux.

On a donné de l'apparition de la rainure une explication, tirée du domaine de la mécanique, et qui nous paraît absolument plausible. La faculté d'enroulement des Opisthogoneates n'a pu être réalisée sans une forte contraction musculaire. Dès l'instant où la réduction de la longueur du corps a permis aux deux extrémités d'entrer en contact, la contraction a eu pour résultat de faire adhérer fortement les bords des

lobes latéraux des tergites moyens les uns sur les autres, et leur extrémité sur le bord du lobe latéral du deuxième tergite, faisant fonction d'axe central. On s'explique alors que la pression résultant de la contraction ait produit une empreinte dans tous les points où portait l'effort musculaire. Tel a été l'origine du champ prémarginal, comme l'a indiqué Silvestri (**1903**, Classis Diplopoda, vol. I). Cette explication a ensuite été mise au point par Verhoeff, qui a démontré que le deuxième tergite est formé par la juxtaposition partielle du 3e tergite du tronc (notre métatergite) sur le 2e tergite (notre prétergite), la ligne d'adhérence de ces tergites constituant une ligne de moindre résistance. Les points où cette ligne a été exposée aux effets de l'effort musculaire, c'est-à-dire dans les côtés, l'empreinte a été plus accentuée et une rainure a pris naissance sous la poussée des extrémités réunies des lobes des tergites médians.

Mais, en même temps, la contraction musculaire se faisait sentir également sur les lobes, dont le bord postérieur chevauche le bord antérieur du lobe suivant. Et, selon l'intensité de la contraction ou selon la plasticité des téguments de l'animal, la pression réciproque des lobes les uns sur les autres a engendré des refoulements de matière plus ou moins importants, qui se sont traduits par les épaississements variables que nous constatons sous le bord antérieur de chaque lobe. A ce sujet, nous nous référons aux observations de Verhoeff (Zool. Anz, XXXIX, nº 11-12, April **1912**, p. 398) relatives à *Adenomeris*.

Mais ce qui n'a pas encore été exprimé, que nous sachions, c'est que le développement de la rainure semble être en raison inverse de celle des butoirs suprapleuraux.

Chez les Glomerellines[1], en effet, la rainure est nulle ou à peu près. Par contre, on constate, sur la face inférieure (ventrale) de chacun des lobes des tergites moyens, une saillie parallèle au bord antérieur du lobe dont elle est séparée par une encoche ; dans l'état de contraction de l'animal, chacune des saillies s'accole à la saillie des lobes voisins, l'encoche de l'une fait suite à l'encoche de l'autre, et l'ensemble constitue une gorge dans laquelle vient buter le bord externe du deuxième tergite. De là le nom de butoirs que nous avons donné à ces saillies, dont nous ne connaissons d'exemple, en dehors des Glomerellines, que chez *Gervaisia*.

L'origine de cette disposition s'explique de la même façon que l'apparition de la rainure du deuxième tergite, par l'effet de la contraction

(1) Chez *Eupeyerimhoffia*, la disposition, dont nous allons parler, est particulièrement accusée.

musculaire. L'effort développé par l'animal a pour effet d'accoler les lobes les uns aux autres et de faire pénétrer le bord du deuxième tergite sous ces lobes, où ce bord détermine une empreinte et un refoulement de matière. La différence consiste toutefois en ce que ce ne sont plus les téguments dorsaux du lobe du deuxième tergite qui sont modelés par la pression des lobes réunis, mais bien que ce sont les téguments de la face ventrale des lobes qui sont modelés par la résistance que leur oppose le bord du deuxième tergite ; en d'autres termes les lobes, au lieu de laisser une empreinte sur le deuxième tergite, la reçoivent de lui.

Le fait que, parmi les Glomerides européens, les formes à rainure sont dépourvues de butoirs, tend à indiquer que les deux dispositions s'excluent l'une l'autre. On est d'autant plus volontiers porté à le croire si l'on réfléchit que les butoirs peuvent difficilement se former chez les espèces à rainure. La rainure, opposant un obstacle à l'extrémité des lobes, entrave la pénétration du bord du deuxième tergite sous ces lobes ; par suite le refoulement de matière de la face ventrale de ces derniers ne peut se produire. La logique le veut ainsi, tout au moins ; et actuellement nous ne connaissons pas en Europe de forme contredisant cette hypothèse, puisque *Gervaisia* est dans le même cas que les Glomerellines. Il resterait à examiner à ce point de vue les Plesiocerates exotiques, dont nous n'avons pas actuellement de matériaux sous les yeux.

Nous ne sommes pas en mesure d'établir, à la simple inspection de ces dispositions, quelle est celle, des butoirs ou de la rainure, qui est apparue la première ; c'est pourquoi nous sommes encore obligés de demander à la structure des organes sexuels la solution de la question. Comme nous avons constaté dans les pages qui précèdent que, aux formes à pattes copulatrices simples (Glomerellines), correspond une rainure rudimentaire, nous nous trouvons logiquement amenés à supposer que la disposition des butoirs est archaïque, et que sa présence chez *Gervaisia*, à organes sexuels très évolués, est le reliquat d'un héritage ancestral.

Il nous reste encore, pour en terminer avec la classification des Plesiocerates, à envisager la position des formes que nous ne connaissons que par les écrits de nos collègues, *Onomeris* Cook et les *Rhopalomerinae* de Verhoeff.

Si nous nous en rapportons au texte de Cook (Brandtia, X, 29 juillet 1896), le deuxième tergite d'*Onomeris* est dépourvu de rainure et semble avoir, comme chez *Gervaisia*, une fossette auriculaire. Il s'agirait donc

d'une forme archaïque. La tête, avec ses dépressions séparées par une crête médiane, rappelle celle de *Doderoa*, mais, d'autre part, il est dit des pattes copulatrices qu'elles sont « provided with large finely corrugated processes from the posterior face of the last two joints, in addition to the processes from the median face similar to those of *Glomeris*. » La présence d'un prolongement au dernier article est un fait totalement inconnu chez les Glomerides d'Europe ; le fait que Cook donne ce prolongement comme plissé ou rugueux, implique que ce prolongement est chitinisé et exclut la possibilité d'une confusion avec le sac membraneux interarticulaire qui précède le dernier article. C'est pourquoi, et bien que nous supposions que *Onomeris* est allié aux *Gervaisia*, nous pensons préférable, jusqu'à plus ample informé, de conserver pour cette espèce la famille des *Onomeridae* instituée par son auteur. Nous la classerons provisoirement au voisinage de *Gervaisia*, entre les *Glomeridellidae* et les *Gervaisiidae*, en raison de l'absence de rainure.

Verhoeff a compris, dans la sous-famille des *Rhopalomerinae*, trois genres, *Rhopalomeris*, *Malayomeris* et *Hyleoglomeris* (= *Nesoglomeris* Carl.) Au point de vue où nous nous sommes placés dans le présent travail, ces genres ne paraissent avoir que de très lointaines affinités les uns avec les autres. *Rhopalomeris*, avec ses antennes à 6e et 7e articles considérablement modifiés[1], mérite évidemment une place à part ; mais d'autre part, ses gonopodes pourvus de deux appendices digitiformes, de deux sacs membraneux et d'un épanouissement fémoral comparable à celui d'*Onychoglomeris*, trahissent une parenté avec les *Glomerinae*. Y a-t-il lieu d'ériger en famille la sous-famille créé par Verhoeff pour son genre ? Nous pensons que cette modification serait prématurée et nous laissons subsister cette coupe telle qu'elle est, en lui assignant provisoirement une place entre les *Protoglomerinae* et les *Glomerinae*.

Par contre les autres genres, pourvus d'antennes normales, ne peuvent pas, d'après nous, rentrer dans les *Rhopalomerinae* où les a laissés Verhoeff influencé par leur répartition géographique. *Malayomeris* est sans doute un genre aberrant, à en juger par la structure de ses gonopodes, et nous ne nous hasarderons pas actuellement à lui assigner une place, même provisoire.

Hyleoglomeris (*Nesoglomeris* Carl.) nous réserve une surprise. Les figures que donnent des gonopodes Carl (Rev. Suisse Zool., XX, n° 4,

(1) Voir les figures qu'en a donné Verhoeff (41 Aufsatz, Sitzber. Ges. naturf. Freunde, Berlin, Jahrg. 1910, n° 5, pl. IX, fig. 8 et 9).

mai **1912**, pl. 6, fig. 36) et VERHOEFF (*loc. cit.*, 1910, pl. IX, fig. 1 à 3), ainsi que le texte de VERHOEFF (ibid., p. 247) ne laissent subsister aucun doute sur l'identité de structure de ces organes avec ceux des *Gervaisiidae ;* la seule différence que nous puissions relever est l'existence d'un troisième appendice digitiforme au tibia ou, plus exactement, de la soie apicale qui le représente. Cette particularité, qui n'a pas en elle-même une importance considérable, justifierait d'autant moins l'éloignement de *Hyleoglomeris* des *Gervaisiidae*, que tous les autres caractères, minutieusement notés par VERHOEFF, concordent avec ceux des formes européennes de ce groupe : pigmentation peu accusée, structure du lobe du 3e segment, nombreux sillons du 2e tergite. Nous y voyons les représentants asiatiques des *Gervaisiidae*, et nous rangerons provisoirement ce genre dans la tribu des *Spelaeoglomerina*, à côté des genres à téguments unis et dépourvus de glandes épidermiques spéciales.

Pour résumer ce qui précède, nous exprimons par le tableau suivant la classification des *Plesiocerata*, telle que nous la concevons aujourd'hui.

Plesiocerata

1re Fam. **TYPHLOGLOMERIDAE**	*Typhloglomeris*
2e Fam. **GLOMERIDAE**	
1re Sous-fam. **Glomerellininae**	*Eupeyerimhoffia*
	Glomerellina
2e Sous-fam. **Protoglomerinae**	*Protoglomeris*
3e Sous-fam. **Rhopalomerinae**	*Rhopalomeris*
4e Sous-fam. **Glomerinae**	*Onychoglomeris*
	Schismaglomeris
	Haploglomeris
	Glomeris
	Loboglomeris
Incertae sedis :	*Malayomeris*
3e Fam. **GLOMERIDELLIDAE**	*Glomeridella*
4e Fam. **ONOMERIDAE**	*Onomeris*

5e Fam. **GERVAISIIDAE**

1re Sous-fam. **Gervaisiinae**

1re Tribu GERVAISIINA..... *Gervaisia*

2e Tribu DODEROINA..... *Doderoa*

2e Sous-fam. **Adenomerinae**

1re Tribu SPELAEOGLOMERINA..... *Hyleoglomeris*
Spelaeoglomeris
Geoglomeris
Stygioglomeris

2e Tribu ADENOMERINA..... *Adenomeris*

2. ZOOGÉOGRAPHIE

La répartition géographique des Glomerides des récoltes biospéologiques ne donne lieu qu'à peu d'observations.

Les *Plesiocerata* sont caractéristiques de la faune paléarctique. En Amérique on n'en connaît qu'un représentant, *Onomeris ;* encore n'est-il pas prouvé qu'il ne s'agisse pas d'une espèce importée[1]. Elles existent, au contraire, sur le continent asiatique, et, si le nombre qu'on a signalé jusqu'ici est restreint, cela tient évidemment à ce que les recherches n'ont pas été poussées aussi activement là que sur le continent européen, qui compte le plus grand nombre de formes et de variétés. Il est donc tout naturel que ce soit à l'est que nous cherchions l'origine de notre faune occidentale.

La caractéristique de notre faune française, occidentale, peut s'exprimer en deux mots : pauvreté en formes de *Glomeris* pr. d., et abondance relative de formes spéciales. Cette caractéristique s'accorde parfaitement avec la théorie, que nous avons déjà exposée d'autres fois, qui veut que, à mesure que l'on s'éloigne des continents ou des régions constituant le centre d'élection d'un groupe, et notamment sur les confins de ce centre, les individus qui représentent ce groupe accusent un degré d'évolution différent et généralement moins avancé.

La faune de surface de l'Europe centrale est en très grande majorité

(1) Nous mentionnerons, à ce propos, que dans une petite récolte qui nous a été envoyée de l'Etat de New-York, nous avons trouvé, à côté de *Pseudopolydesmus canadensis*, *Paraiulus pennsilvanicus*, *Bothropolys multidentatus*, espèces autochtones, plus de 50 % de formes européennes telles que *Polydesmus coriaceus*, *Cylindroiulus londinensis*, *Lithobius forficatus*, *Cryptops hortensis pauciporus*, *Schendyla nemorensis*, etc. Il n'y aurait donc rien de surprenant à ce que *Onomeris* fut dans le cas de ces dernières espèces.

composée d'espèces de *Glomeris* pr. d. et de leurs innombrables variétés ; c'est donc évidemment là qu'il faut chercher le centre d'élection des *Glomeris ; Glomeris* est la forme fondamentale, représentant un état d'évolution avancé. Il n'y a par conséquent rien de surprenant à ce que, sur les confins du centre d'élection, le long du littoral méditerranéen, dans les Pyrénées et dans la presqu'île ibérique, le type *Glomeris* pur soit mal représenté, ou soit représenté par des formes ubiquistes (*G. marginata, G. connexa*) ; rien de surprenant non plus à ce que nous constations la présence de formes spéciales, généralement moins évoluées (Glomerellines, *Onychoglomeris, Schismaglomeris*) ou à évolution irrégulière (*Protoglomeris*).

Le peu que nous savons des *Glomeridellidae* est en harmonie avec ce qui précède, puisque, à l'heure actuelle, trois formes ont été décrites de l'Europe centrale tandis qu'une seule est connue de France.

Il est vrai que, dans ce même ordre d'idées, on peut s'attendre à ce que la faune de l'Espagne et du Portugal nous réserve encore des surprises. Néanmoins, et toujours parlant des formes de surface, on peut considérer que l'interprétation de l'origine et de la composition de notre faune occidentale ne présente pas de difficultés.

En ce qui concerne les formes terricoles, les *Gervaisiidae*, la solution de la question paraît plus compliquée. Il faut en chercher la raison dans ce fait que nous avons à faire à un groupe vivant dans des conditions biologiques particulières, et que ce facteur, dont les effets sont encore peu connus, intervient nécessairement pour dérouter nos appréciations.

On pourrait, en calquant le raisonnement précédent, imaginer que les *Gervaisia*, ayant leur habitat d'élection en Europe centrale, comme les *Glomeris*, sont des formes fondamentales, et que les *Adenomerinae* ne représentent que les degrés d'évolution caractéristiques des formes de confins. Malheureusement, nous avons été amenés à considérer les *Adenomerinae* comme plus évoluées que les *Gervaisia*, ce qui serait en contradiction avec ce que nous voyons se produire dans des cas semblables, où les formes de confins ont des caractères généralement plus archaïques que les formes fondamentales. D'autre part, il est difficile d'admettre les *Gervaisia* comme des formes fondamentales, par suite de leur habitat exclusif sur des terrains déterminés. Il faut aux *Gervaisia*, pour prospérer, un terrain très chargé en calcaire ; et cet exclusivisme s'accorde mal avec l'idée qu'on peut se faire d'une forme qui doit s'accom-

moder de *toutes* les conditions d'un centre d'élection pour y réaliser son plus complet développement possible.

L'hypothèse que nous venons d'énoncer ne nous fournissant pas une explication satisfaisante, quant à la répartition géographique des *Gervaisiidae*, nous aurions laissé cette question en suspens, sans chercher à la résoudre, si la connaissance des *Hyleoglomeris* d'Asie ne nous mettait sur la voie d'une autre hypothèse, qui semble plus conforme à la réalité. Cette nouvelle hypothèse peut se résumer de la façon suivante :

Il a existé, dans des temps lointains, sur le continent paléarctique asiatico-européen, deux phyllums de *Plesiocerata*, l'un à tendance lucicole, l'autre à tendance obscuricole. Sur le continent européen, le premier, plus résistant aux agents extérieurs, a survécu aux événements géologiques et a continué à se perpétuer en surface, constituant le groupe des *Glomeridae* que nous retrouvons aujourd'hui. L'autre phyllum, qui s'accommodait moins des conditions de surface, n'a dû de survivre et de prospérer qu'à ses habitudes terricoles qui lui ont permis de chercher le salut dans les couches du sol ; et ce sont les représentants de ce phyllum que nous retrouvons disséminés dans les grottes ou enfouis dans l'humus, et que nous groupons dans la famille des *Gervaisiidae*.

Sur le continent asiatique, ces deux phyllums persistent également ; l'un a conservé sa tendance obscuricole et présente encore les caractères sexuels des *Gervaisiidae*, c'est *Hyleoglomeris*. L'autre phyllum existe certainement encore et c'est, sans doute, à lui qu'appartiennent les formes de surface signalées de-ci de-là par les auteurs, telles que *Glomeris carnifex* Poc. et *Glomeris sinensis* Brölr., et peut-être aussi *Malayomeris* Verh. *Rhopalomeris* pourrait constituer un autre rameau du phyllum *Glomeris*, inconnu sur le continent européen.

Nous nous abstiendrons d'insister sur cette question qui est destinée à rester dans le domaine de l'hypothèse jusqu'à ce que des éléments d'appréciation nouveaux aient pu être puisés dans la composition de la faune asiatique.

Il nous reste à mentionner deux observations spéciales au massif pyrénéen. Les récoltes biospéologiques contiennent deux espèces cavernicoles du versant septentrional de nos montagnes, qui toutes deux appartiennent au genre *Spelaeoglomeris* pr. d. Il importe de souligner que la répartition de ces deux formes correspond aux régions géogra-

phiques superficielles dont nous avons eu occasion de parler ailleurs[1]. *Sp. Doderoi* est la forme de la faune occidentale ; *Sp. Jeanneli* la forme de la faune centrale. *Doderoi* aurait sensiblement la même limite géographique que *Cylindroiulus sagittarius* et *Micropodoiulus spathifer*, et ne dépasserait pas, vers l'orient, la vallée de la Neste. *Sp. Jeanneli* n'est encore connu que des vallées secondaires situées à l'est de la vallée de la Garonne. Cette répartition vient donc en confirmation de la division zoogéographique des Pyrénées suivant une ligne hypothétique passant aux environs du sommet du Viscos.

Le second point à signaler a trait aux divers degrés d'évolution des espèces le long de la chaîne pyrénéenne. Dans l'étude que nous avons publiée en **1910** (Bull. Soc. Hist. nat., Toulouse, XLIII, nº 2, p. 77) des races et variétés du *Polydesmus gallicus*, nous avons mentionné le fait que la race *atlantica*, qui peuple la région occidentale de la chaîne, présente par rapport aux autres races de l'Orient, des caractères archaïques sous forme de vestiges d'articulations dans les gonopodes (crête de la courbure externe de l'organe), vestiges qui disparaissent à mesure qu'on s'avance vers l'Orient. Une observation tout à fait analogue peut être faite chez les individus de *Sp. Doderoi*. Nous avons signalé plus haut (p. 401) que, chez la variété *iluronensis*, l'article apical de la 18e paire de pattes est long et offre fréquemment des vestiges de division, et à mesure que l'on gagne les gîtes orientaux la longueur de l'article tend à diminuer et les traces de divisions disparaissent complètement. La grande longueur de l'article envisagé et ses vestiges de division sont essentiellement d'ordre archaïque. La succession de ces variations de l'ouest à l'est sont donc parfaitement en harmonie avec la succession des variations des gonopodes de *P. gallicus*. Une autre structure pourrait fournir des indications identiques, c'est celle des épanouissements latéraux des coxoïdes des pattes ambulatoires, qui semblent de plus en plus développés vers l'Orient (cf. p. 403) ; toutefois les observations que nous avons pu faire relativement à cette structure sont encore trop vagues pour que nous puissions en tirer des conclusions positives. Bien que nous disposions de deux faits précis, nous nous abstiendrons, pour aujourd'hui, d'en chercher l'explication, attendant que de nouveaux documents viennent confirmer la notion de la règle dont nos deux observations semblent révéler l'existence.

(1) Biospeologica, XVII ; Arch. Zool. exp., XLV, nº 7, **1910**, p. 368 et s.s.

EXPLICATION DES PLANCHES

Signes conventionnels.

co = Coxoïde.
di 1 = Appendice digitiforme du préfémur des pattes copulatrices.
di 2 = Appendice digitiforme du fémur des pattes copulatrices.
f = Fémur.
nt = Nodosité postéro-interne du bord du tibia des pattes copulatrices.
pl = Pleurite.
pf = Prolongement fémoral.
prf = Préfémur.
sco = Syncoxite.
sf = Sac membraneux fémoral des pattes copulatrices.
st — Sac membraneux tibial des pattes copulatrices.
ta = Tarse.
ti = Tibia.
I, II, ... VI = Côtes longitudinales des tergites de *Doderoa genuensis*.

PLANCHE XV

Glomeris sublimbata LUCAS.

FIG. 1. Lobe latéral du 3e tergite. — *d*, bord interne de la duplicature ; *ra*, région antérieure du lobe.

Doderoa genuensis SILVESTRI.

FIG. 2. L'animal à demi enroulé.
FIG. 3. Partie du 2e tergite vu par sa section antérieure, après ablation de la tête et du 1er tergite. — *r*, rainure ; *ra*, région antérieure.
FIG. 4. Lobe latéral du 2e tergite. — *ra*, région antérieure du tergite ; *rm*, région moyenne ; *rp*, région postérieure ; *x*, callosité anormale.
FIG. 5. 1er tergite. — *d*, bord interne de la duplicature. (Les ponctuations indiquent l'emplacement des crins sur une partie de la figure).
FIG. 6. 7e tergite, face dorsale. — *ra*, région antérieure ; *rm*, région moyenne ; *rp*, région postérieure, avec les côtes longitudinales : *I* à *VI*.
FIG. 7. Lobe latéral du 7e tergite. (Mêmes lettres que dans la figure précédente.)
FIG. 8. Portion très grossie des arêtes du 7e tergite, montrant leur structure noduleuse. — *c*, crins.
FIG. 9. Trois glandes à cupule du 7e tergite, très grossies.
FIG. 10. Dernier tergite vu par la face dorsale de l'animal.
FIG. 11. Capsule céphalique vue de face (le bord du labre est brisé). — *A*, cavité antennaire ; *T*, organe de Tömösvâry ; *dl*, dépression latérale ; *cm*, crête médiane ; *ct*, crête transversale postérieure ; *cl*, crête latérale ; *b*, bandeau ; *ch*, cicatrice hypopharyngienne.
FIG. 12. Capsule céphalique vue par dessous après ablation des pièces buccales. — *A*, cavité antennaire ; *d*, bord interne de la duplicature ; *ad*, arête duplicaturale ; *ep*, épipharynx.
FIG. 13. Gnathochilarium.
FIG. 14. Antenne.
FIG. 15. Une patte de la 17e paire du ♂.
FIG. 16. Syncoxite et une patte de la 18e paire du ♂.
FIG. 17. Pattes copulatrices, face antérieure. — *m*, feuillet hyalin reliant la base des cornes du syncoxite, aux soies duquel adhèrent quatre spermatophores, deux sur chaque face.

PLANCHE XVI

Spelaeoglomeris Doderoi SILVESTRI.

FIG. 18. Patte copulatrice, face antérieure, d'un *maturus senior* de la var. *typica*.
FIG. 19. Patte copulatrice, face antérieure, d'un *maturus junior* de la var. *iluronensis*.
FIG. 20. Extrémité du télopodite, face antérieure, d'une patte copulatrice de var. *intermedia*.
FIG. 21. Extrémité du télopodite, face postérieure, d'une patte copulatrice de var. *iluronensis*.
FIG. 22. Syncoxite et patte de la 18e paire d'un ♂ de la var. *typica* de Labastide.
FIG. 23. Le même organe de la var. *typica* de Judeous.

FIG. 24. Le même organe de la var. *intermedia* du Bedat.
FIG. 25. Le même organe de la var. *intermedia* d'Izeste.
FIG. 26. Le même organe d'un *maturus senior* de la var. *iluronensis*.
FIG. 27. Le même organe d'un *maturus junior* de la var. *iluronensis*.
FIG. 28. Une patte de la 17e paire d'un ♂ de var. *typica* de Labastide.
FIG. 29. Le même organe de var. *typica* de Judeous.
FIG. 30. Le même organe de var. *intermedia* du Bedat.
FIG. 31. Les télopodites de la paire précédente, plus grossis.
FIG. 32. Une patte de la 17e paire d'un ♂ de var. *intermedia* de Bétharram.
FIG. 33. Pattes de la 17e paire d'un ♂ de *maturus senior* de var. *iluronensis*.
FIG. 34. Mêmes organes d'un *maturus junior* de var. *iluronensis*.
FIG. 35. Coxoïde de la 10e paire de pattes d'un ♂ de var. *typica* de Judeous.

PLANCHE XVII

Spelaeoglomeris Doderoi SILVESTRI.

FIG. 36. Une patte de la 10e paire d'un ♂ de var. *intermedia* de Bétharram.
FIG. 37. Coxoïde d'une patte de la 10e paire d'un ♂ de var. *intermedia* d'Izeste
FIG. 38. Le même organe d'un autre individu ♂ de var. *intermedia* d'Izeste.
FIG. 39. Patte copulatrice d'un *pseudomaturus* de var. *iluronensis*.
FIG. 40. Syncoxite et patte de la 18e paire d'un *pseudomaturus* de var. *iluronensis*.
FIG. 41. Pattes de la 17e paire d'un ♂ *pseudomaturus* de var. *iluronensis*.
FIG. 42. Lobe latéral du 2e tergite, figure CORRECTE. — *a*, extrémité postérieure de la rainure ; *d*, bord interne de la duplicature.
FIG. 43. Lobe latéral du 2e tergite, figure FAUSSÉE par la compression de la préparation. (Mêmes indices que ci-dessus.)
FIG. 44. Lobe latéral du 3e tergite.
FIG. 45. Lobe latéral du 6e tergite.
FIG. 46. Lobe latéral du 9e tergite.
FIG. 47. Lobe latéral du 11e tergite.

Spelaeoglomeris Jeanneli, n. sp.

FIG. 48. Portion de la capsule céphalique vue par l'extérieur. — *A*, cavité antennaire ; *T*, organe de Tömösvâry ; *ch*, cicatrice hypopharyngienne.
FIG. 49. Les deux pièces apicales de droite du gnathochilarium, très grossies.
FIG. 50. Lobe latéral du 2e tergite.
FIG. 51. Lobe latéral du 3e tergite.

Spelaeoglomeris alpina, n. sp.

FIG. 52. Capsule céphalique vue par l'extérieur. — *A*, cavité antennaire ; *T*, organe de Tömösvâry ; *ch*, cicatrice hypopharyngienne.
FIG. 53. Antenne.
FIG. 54. Lobe latéral du 2e tergite. — *a*, extrémité postérieure de la rainure ; *d*, bord interne de la duplicature.
FIG. 55. Patte de la 10e paire d'un ♂.
FIG. 56. Coxoïde d'une patte de la 10e paire d'une ♀.

PLANCHE XVIII

Spelaeoglomeris alpina, n. sp.

FIG. 57. Une patte de la 17e paire du ♂.
FIG. 58. Syncoxite et patte de la 18e paire du ♂.
FIG. 59. Extrémité du télopodite d'une patte copulatrice, face postérieure.

Spelaeoglomeris hispanica, n. sp.

FIG. 60. Capsule céphalique vue par l'extérieure. — *A*, cavité antennaire ; *T*, organe de Tömösvâry ; *ch*, cicatrice hypopharyngienne.
FIG. 61. Antenne.
FIG. 62. Lobe latéral du 2e tergite d'une ♀. — *a*, extrémité postérieure de la rainure ; *d*, bord interne de la duplicature.
FIG. 63. Lobe latéral du 2e tergite d'un ♂. (Mêmes indices.)

FIG. 64. Lobe latéral du 3e tergite, sur une partie duquel ont été figurés les crins.
FIG. 65. Silhouette des trois tergites postérieurs.
FIG. 66. Coxoïde d'une patte de la 10e paire.
FIG. 67. Une patte de la 17e paire du ♂.
FIG. 68. Syncoxite et patte de la 18e paire du ♂.
FIG. 69. Patte copulatrice, face antérieure.
FIG. 70. L'une des cornes du syncoxite des pattes copulatrices, montrant la pilosité.
FIG. 71. Extrémité d'un télopodite des pattes copulatrices, face postérieure.

Stygioglomeris Duboscqui, n. sp.

FIG. 72. 1er tergite, sur une partie duquel ont été figurés les crins.
FIG. 73. Lobe latéral du 2e tergite. — *a*, extrémité postérieure de la rainure ; *d*, bord interne de la dupicature.
FIG. 74. Lobe latéral du 3e tergite.
FIG. 75. Lobe latéral du 6e tergite.
FIG. 76. Lobe latéral du 10e tergite.
FIG. 77. Lobe latéral du 11e tergite.
FIG. 78. Portion de la capsule céphalique, vue par dessous, après ablation des pièces buccales. — *A*, cavité antennaire ; *T*, organe de Tömösváry.
FIG. 79. Autre portion, plus grossie, de la capsule céphalique, montrant l'épipharynx (*ep*) et l'écartement des cavités antennaires (*A*).

PLANCHE XIX

Stygioglomeris Duboscqui, n. sp.

FIG. 80. Gnathochilarium.
FIG. 81. Antenne.
FIG. 82. Une patte de la 17e paire d'un ♂ de Maïagar.
FIG. 83. Les télopodites de la même paire, plus grossis.
FIG. 84. Pattes de la 17e paire d'un ♂ du Château d'Ebbou.
FIG. 85. Coxoïde et patte de la 18e paire d'un ♂ de Maïagar.
FIG. 86. Patte copulatrice d'un ♂ du Château d'Ebbou, face antérieure. — *m*, feuillet hyalin.
FIG. 87. Extrémité du télopodite des pattes copulatrices d'un ♂ du Château d'Ebbou, face postérieure.
FIG. 88. Coxoïde d'une patte de la 10e paire.

Stygioglomeris provincialis, n. sp.

FIG. 89. Patte copulatrice, face antérieure. — *m*, feuillet hyalin.
FIG. 90. Patte de la 17e paire du ♂.
FIG. 91. Télopodites des mêmes pattes, plus grossis.
FIG. 92. Syncoxite et patte de la 18e paire.
FIG. 93. Patte copulatrice d'un ♂ *pseudomaturus*.
FIG. 94. Pattes de la 17e paire d'un ♂ *pseudomaturus*.
FIG. 95. Pattes de la 18e paire d'un ♂ *pseudomaturus*.

Stygioglomeris crinita, n. sp.

FIG. 96. L'animal déroulé, vu de profil.

ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE
Tome 52, p. 447 à 471, pl. XX.
1er Octobre 1913

RECHERCHES SUR L'ANATOMIE DES REINS DU COTTUS GOBIO

PAR

FRÉDÉRIC GUITEL

Professeur à la Faculté des Sciences de l'Université de Rennes

AVANT-PROPOS

I. Anatomie externe 448
A. Conformation générale (p. 448). — B. Rapports avec le squelette (p. 451). — C. Corpuscules de Stannius (p. 452).
II. Anatomie interne 454
A. Pronéphros (p. 454). — B. Masse lymphoïde rénale (p. 459). — C. Regression du pronéphros (p. 460). — D. Mésonéphros (p. 462). — E. Calculs (p. 463). — F. Gros troncs veineux (p. 464). — G. Rapports des uretères avec les veines cardinales (p. 465).
III. Particularités concernant la reproduction 466
A. Maturité sexuelle (p. 466). — B. Ponte (p. 468). — C. Orifices sexuels (p. 468).
IV. Technique 468
Index bibliographique 470
Explication de la planche XX 471

AVANT-PROPOS

Dans une note parue aux Comptes rendus de 1908, après avoir décrit la disposition qu'affecte le pronéphros chez certains *Callionymus* et *Gobius*, j'ajoutais :

« Dans un certain nombre d'autres Téléostéens, nous n'avons pu encore « pratiquer d'injections dans le but de déterminer le domaine exact du « peloton pronéphrétique ; mais nous avons pu constater la persistance « du glomérule du pronéphros, ce qui entraîne nécessairement l'intégrité « du canal qui lui fait suite. Les espèces dans laquelle cette constatation a « été faite sont les suivantes : *Cottus gobio* L ; *bubalis* Euphrasén; *Aspi-* « *dophorus cataphractus* Shonevelde, *Trachinus vipera* Cuvier, *Blennius*

« *pholis* L ; *Centronotus gunnellus* Willughby et *Atherina presbyter* Duha-
« mel ».

Contrairement à ce que je pensais lors de la rédaction de ces lignes, la persistance du glomérule du pronéphros n'implique nullement l'intégrité du canal pronéphrétique.

Le but de ce travail est précisément de mettre ce fait important en relief chez le *Cottus gobio* et de décrire les particularités de structure mises en évidence par les injections colorées poussées dans le système des canicules rénaux.

I. ANATOMIE EXTERNE

A. Conformation générale

Les deux reins sont soudés sur environ les deux tiers postérieurs de leur longueur (fig. I et fig. 1 et 2). Le point où ils se séparent est situé au niveau du cinquième corps vertébral ou à la hauteur du cinquième ligament intervertébral.

La partie libre du rein droit se trouve exactement dans le prolongement de la masse formée par la soudure des deux reins. La partie libre du rein gauche, au contraire, se détache de la masse rénale comme si elle n'en était qu'un appendice et elle est reliée à la masse principale par un isthme (fig. 2 *i*) très étroit, affectant la forme d'une mince lamelle située, soit au niveau du cinquième corps vertébral, soit au niveau du cinquième ligament intervertébral ainsi qu'il a été dit plus haut.

La masse formée par la soudure des deux reins se dilate progressivement d'avant en arrière, aussi bien dans le sens latéral que dans le sens dorso-ventral ; mais à une courte distance de son extrémité postérieure elle se rétrécit très rapidement pour se terminer peu après.

Dans la région où les deux reins sont ainsi intimement soudés, leur face dorsale ne subit aucune déformation. Il n'est en pas de même dans la partie de leur trajet où ils restent loin l'un de l'autre.

Chaque rein débute antérieurement par une région dont la forme est assez variable mais qui, très souvent, affecte celle d'un lobe grossièrement quadrilatère que nous appellerons « lobe subquadrangulaire » (*lsq*, *lsq'*, fig. I et fig. 1 et 2) rattaché postérieusement au reste de la glande par une très mince lame de tissu rénal située ventralement.

La partie qui fait suite à celle que nous décrivons ayant à peu près la même épaisseur que cette dernière, il en résulte, au niveau de la

mince lame rénale, l'existence d'un très profond sillon dorsal (s_1 fig. 1 et 2) disposé transversalement, dans lequel se trouvent logés l'artère sous-clavière[1] (*asc*) et le puissant ligament vertébro-claviculaire[2] (étendu entre le corps de la première vertèbre et la face interne de la supra-clavicule ventrale) qui se croisent là sous un angle aigu.

En arrière du sillon profond, dont il vient d'être question, se trouve une région qui va s'accoler à la région correspondante du rein opposé.

1. Le sillon en question (*s* fig. 1) contient en outre un nerf spinal dont je n'ai pas déterminé le numéro d'ordre.

2. Il arrive aussi que le ligament en question se loge dans un sillon transversal situé immédiatement en arrière de celui que nous décrivons (s_2 fig. 1). Dans certains individus, on trouve deux ligaments : l'un d'eux est logé dans le premier sillon (antérieur) ; l'autre dans le second.

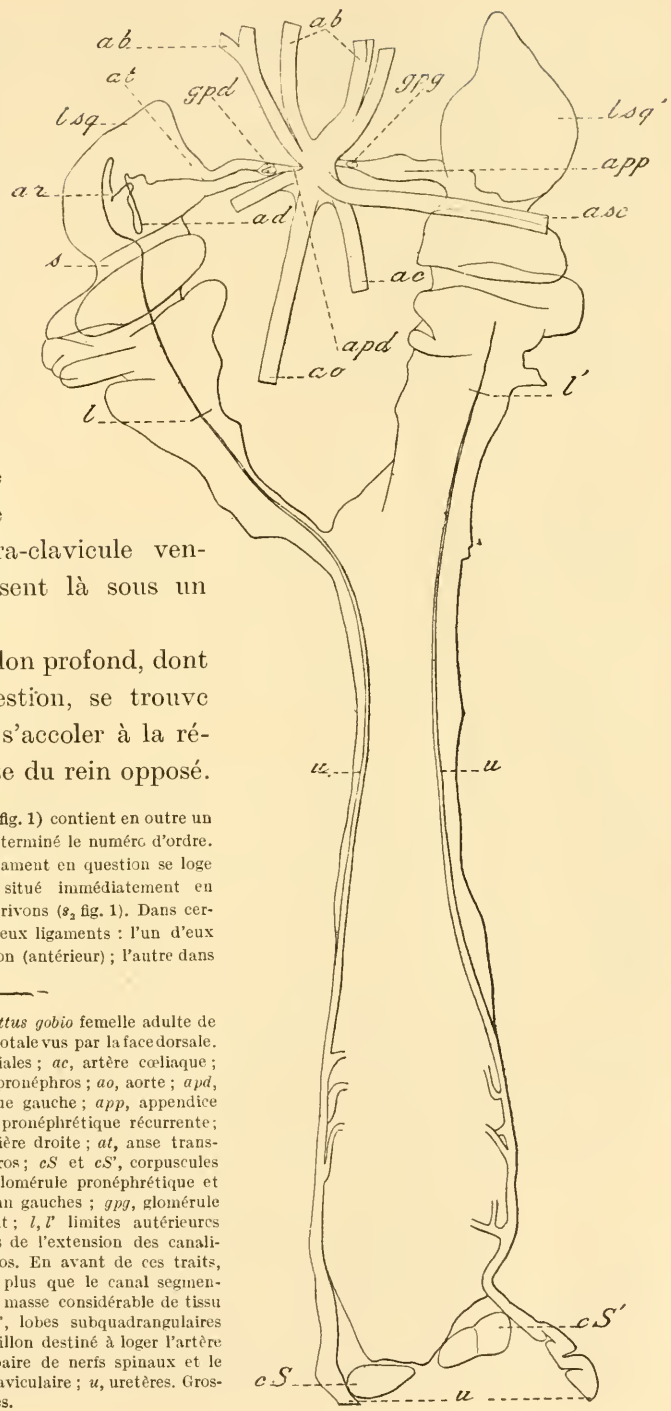


FIG. I. Les deux reins d'un *Cottus gobio* femelle adulte de 95 mm. de longueur totale vus par la face dorsale. *ab*, veines branchiales ; *ac*, artère cœliaque ; *ad*, anse directe du pronéphros ; *ao*, aorte ; *apd*, artère pronéphrétique gauche ; *app*, appendice rénal droit ; *ar*, anse pronéphrétique récurrente ; *asc*, artère sous-clavière droite ; *at*, anse transversale du pronéphros ; *cS* et *cS'*, corpuscules de Stannius ; *gpd*, glomérule pronéphrétique et capsule de Browmann gauches ; *gpg*, glomérule pronéphrétique droit ; *l*, *l'* limites antérieures dans les deux reins de l'extension des canalicules du mésonéphros. En avant de ces traits, le rein ne comporte plus que le canal segmentaire traversant une masse considérable de tissu lymphoïde ; *lsq*, *lsq'*, lobes subquadrangulaires droit et gauche ; *s*, sillon destiné à loger l'artère sous-clavière, une paire de nerfs spinaux et le ligament vertébro-claviculaire ; *u*, uretères. Grossissement 7 diamètres.

Du côté gauche, elle est à peu près triangulaire et se termine en arrière par la mince lame transversale incurvée à droite constituant l'isthme qui a été décrit précédemment.

Du côté droit, elle est au contraire grossièrement trapézoidale et se continue par sa base la plus petite avec la masse commune des deux reins.

Ces deux régions sont creusées chacune de deux sillons transversaux de profondeur très inégale, l'antérieur (s^2) étant beaucoup plus enfoncé que le postérieur (s_3).

Ils donnent passage à des nerfs spinaux et il arrive quelquefois que le plus antérieur (qui est aussi le plus profond) se ferme complètement du côté dorsal de manière à se transformer en un canal grâce auquel le nerf spinal perfore entièrement le rein de dedans en dehors.

En résumé, la face dorsale des reins est marquée de trois sillons transversaux dont les deux plus antérieurs sont très profonds, le postérieur au contraire superficiel. Ces trois sillons déterminent sur la face dorsale du rein deux bourrelets (sans compter bien entendu la région tout à fait antérieure sub-quadrangulaire précédemment décrite) transversaux.

Or, ces bourrelets peuvent (surtout le plus antérieur) se trouver subdivisés en deux ou même en trois parties par un ou deux très courts sillons longitudinaux.

Il peut arriver en outre que le bourrelet postérieur s'étale largement d'arrière en avant au-dessus du sillon moyen et même au dessus du sillon antérieur de manière à le recouvrir en tout ou en partie.

Toutes ces dispositions, d'ailleurs très variables d'un individu à l'autre, peuvent compliquer beaucoup l'état de la face dorsale de la partie antérieure des reins ; mais il est rare qu'elles ne puissent pas se ramener au schéma dans lequel j'ai essayé de les faire entrer.

Pour compléter cette description des caractères extérieurs des reins du *Cottus gobio* il faut encore mentionner la partie appendiculaire que l'on rencontre toujours chez l'animal non encore adulte et qui persiste très fréquemment chez l'adulte (*app*, *app*'. fig. I et fig. 1 et 2).

Le lobe subquadrangulaire par lequel débute le rein antérieurement, émet en effet sur son bord interne un appendice qui, en se portant transversalement en dedans, se met bientôt en rapport avec le carrefour artériel dans des conditions que nous préciserons plus loin[1]. Pour l'instant, il nous suffira de dire que cet appendice porte à son sommet un glomérule

1. Il peut arriver que cet appendice soit greffé sur le bord interne de la mince lamelle qui réunit le lobe subquadrangulaire au bourrelet qui lui fait suite caudalement.

pronéphrétique relié au carrefour artériel par une fine artériole (fig. 1, *gpg*, *gpd*).

L'appendice du rein gauche (*app*) est presque toujours plus développé et même souvent beaucoup plus développé que celui du rein droit (*app'*) Cependant, dans certains individus, les deux appendices sont égaux et dans quelques cas très rares c'est le droit qui surpasse le gauche.

L'appendice rénal est presque toujours plus large à son insertion sur le rein qu'à son extrémité interne en rapport avec le carrefour artériel ; mais il peut présenter de brusques rétrécissements susceptibles d'affecter une région quelconque de son trajet de telle sorte que sa forme, qui est typiquement celle d'un cône plus ou moins allongé, peut subir d'assez grandes variations.

B. Rapports avec le squelette

Les reins sont reliés au squelette sus-jacent par un tissu conjonctif lâche, peu résistant, ce qui facilite singulièrement l'extraction de ces organes. Le squelette ne laisse aucune impression sur la face dorsale des reins. Les sillons que nous avons décrits plus haut sont tous destinés au logement de ligaments, d'artères et de quelques-uns des nerfs spinaux.

La partie postérieure des reins est sensiblement médiane dans la majeure partie de sa longueur ; mais à une petite distance du point où les deux organes cessent d'être accolés, elle commence à se porter du côté droit, pour se continuer avec le rein droit franchement rejeté du même côté de l'épine dans une position à peu près symétrique de celle du rein gauche.

La région du carrefour artériel, et par suite celle des deux glomérules pronéphrétiques, est toujours située en avant du premier ligament intervertébral sur la face ventrale de la région postérieure du crâne.

La distance qui sépare les deux glomérules pronéphrétiques du premier ligament intervertébral est assez variable. Elle peut devenir égale à la longueur du corps de la première vertèbre mais cela arrive rarement, généralement elle est plus courte que celui-ci et dans bien des cas équivaut seulement à ses trois cinquièmes.

Comme l'appendice qui porte le glomérule pronéphrétique se greffe sur le bord interne du rein à une certaine distance de son extrémité antérieure, il résulte évidemment de ce qui précède que les reins dépassent antérieurement et d'une quantité notable le niveau du premier ligament intervertébral. La quantité dont ces organes dépassent ainsi antérieu-

rement le premier ligament intervertébral est sensiblement égale à la longueur de l'ensemble des corps des deux premières vertèbres. La différence se mesure le plus souvent par une fraction de millimètre en plus ou en moins.

On peut encore présenter les choses d'une autre manière et dire que les reins dépassent en avant le niveau du premier ligament intervertébral d'une quantité égale ou un peu supérieure à la longueur de la région que nous avons appelée « lobe subquadrangulaire » et qui termine le rein tout à fait antérieurement.

Enfin le carrefour artériel peut se trouver situé dans le plan de symétrie de l'animal ; mais il peut aussi arriver qu'il soit rejeté du côté droit d'une quantité assez considérable pour rendre la partie initiale de l'artère cœliaque tangente à la face latérale droite de l'occipital basilaire.

C. Corpuscules de Stannius

Ces corpuscules[1] sont situés à la partie tout à fait postérieure des reins, généralement sur le bord postérieur tranchant de la masse que forment les deux organes intimement accolés (fig. I et fig. 1 et 2 *cS*, *cS'*).

Quand ils n'occupaient pas cette position (ce qui est arrivé rarement), ils se trouvaient situés tout à fait près du bord postérieur des reins ou, encore plus exceptionnellement, à une certaine distance en avant de ce bord et alors sur le bord externe de ces organes. La figure donnée par VINCENT (**1897**) des « corps suprarénaux » du *Cottus gobio* représente une disposition qui doit être très rare, car je ne l'ai jamais rencontrée.

Dans quatre individus mâles j'ai trouvé chez trois exemplaires deux corpuscules et dans le quatrième trois.

Dans vingt-cinq individus femelles, deux possédaient un seul corpuscule, dix-huit en avaient deux, trois en avaient trois et enfin deux seulement en comptaient quatre.

On voit donc que environ 68 % des individus examinés possédaient deux corpuscules de Stannius.

La forme de ces corpuscules est généralement assez régulièrement ovoide.

1. Je n'ai pas d'observations concernant l'histologie des petits corps décrits ici comme corespondant aux Corpuscules de Stannius ; mais les rapports de position, le nombre et les dimensions de ces organes ne peuvent guère laisser de doute sur leur homologie.

Quant à leurs dimensions, nous nous bornerons à citer les exemples suivants :

1° Dans une femelle de 98 millimètres de longueur, il y avait deux corpuscules mesurant le premier 1.100 μ sur 785, le second 930 μ sur 885.

2° Dans une seconde femelle de 87 millimètres, l'un des corpuscules mesurait 575 μ sur 465 et l'autre 465 sur 275.

3° Enfin dans une troisième femelle longue de 87 millimètres, il y avait trois corpuscules mesurant respectivement 805 μ sur 500 ; 575 sur 555 et 675 sur 565.

Je profite de l'occasion qui m'est offerte pour me défendre contre un reproche injustifié d'Audigé (**1910**) :

Dans mon travail sur les « Reins des Gobiesocidés » (**1906**) j'ai décrit sous le nom de « Capsules surrénales » imitant en cela Vincent (**1897**), des formations qui ne sont très vraisemblablement que des corpuscules de Stannius, c'est-à-dire les homologues de la seule substance corticale des capsules surrénales des autres vertébrés, dissociées comme on sait, chez les Téléostéens.

Mon travail ne comportant aucune recherche histologique, mon intention ne pouvait être évidemment que d'indiquer l'existence des capsules dans une famille où personne ne les avait encore signalées sans prétendre en aucune manière apporter la solution de la question de la dissociation de ces capsules.

Mais dans le résumé de mon travail, je commis l'imprudence d'écrire les deux phrases suivantes :

« Plusieurs auteurs (Weldon, Kirkaldy, Auld, Wiedersheim etc.) ont « soutenu que les capsules surrénales manquent chez beaucoup de téléos- « téens et sont alors remplacées par le tissu lymphoide du rein céphalique ».

« Vincent s'élève énergiquement et avec raison contre cette assertion. »

Je voudrais montrer comment Audigé a interprété cette phrase de deux lignes de manière à me faire prendre dans ce débat une attitude qu'il n'a jamais été dans mon intention d'avoir.

Cet auteur écrit (**1910**) page 416 : « ..... ces organes (les corpuscules de « Stannius) ont été pris par quelques auteurs pour des capsules surrénales « complètes, Guitel en particulier, décrit..... ces organes comme leurs « équivalents stricts ».

J'avais employé le terme de « Capsules surrénales » *sensu stricto*, comme d'autres l'avaient fait avant moi (Vincent par exemple) et sans

rien dire qui put donner à penser que je les considérais comme « l'équivalent strict » des capsules des amniotes.

Plus loin (page 442), Audigé dit encore : « Guitel n'admet pas l'idée « du rein antérieur considéré comme tout ou partie des capsules surré- « nales. »

Et enfin (page 474) : « On peut se demander si les capsules surrénales « décrites par les opposants de cette théorie (théorie de la dissociation des « capsules) et surtout par Guitel, dans la région dorsale et postérieure des « reins des Gobiésocidés ne représentent pas seulement les corpuscules « de Stannius suprarénaux de ces animaux. Cet auteur signale seulement « leur présence en ce point et n'en donne aucune description histolo- « gique. Dans ces conditions, il est difficile d'émettre une opinion dans un « sens ou dans l'autre et l'affirmation de Guitel semble quelque peu « arbitraire. »

Je ne me doutais pas, en écrivant les deux lignes citées plus haut, que je serais un jour mis en vedette comme opposant de la théorie de la dissociation des capsules surrénales des poissons !

Quant à l'affirmation de Guitel qui semble « quelque peu arbitraire » voici ce que je répondrai :

« En aucune manière, le tissu lymphoide rénal ne peut être assimilé « aux capsules surrénales. Il n'en a ni la fonction ni la structure ; il ne « représente pas plus la substance médullaire qu'il n'est l'homologue de « la substance corticale. Chacune de ces substances est représentée par « des organes bien définis et différents du tissu lymphoide. »

Ce n'est pas moi qui formule cette affirmation, mais Audigé lui-même (**1910** p. 588).

Quand j'ai écrit les deux lignes si compromettantes citées plus haut, je n'ai jamais voulu dire autre chose que ce que dit Audigé dans le passage que je viens de citer. Si je l'ai fait (et simplement dans le résumé de mon travail) avec une aussi grande discrétion c'est qu'il s'agissait simplement d'une *opinion* que je ne pouvais étayer par des recherches personnelles. On voit par ce qui précède que ma discrétion ne fut pas encore assez grande.

II. ANATOMIE INTERNE

A. Pronephros

Il comprend les parties suivantes que nous décrirons successivement : 1° le Glomérule; 2° la première anse du canal segmentaire ou anse trans-

versale ; 3° la deuxième anse ou anse longitudinale directe et enfin 4° la troisième anse ou anse longitudinale récurrente.

1° Le Glomérule géant du pronéphros (*gpg, gpd*, fig. 1) reçoit une artère minuscule, l'artère pronéphrétique, qui prend naissance sur le carrefour artériel au niveau de la racine de l'artère cœliaque. Cette artériole est de longueur variable. La plupart du temps, elle est extrêmement courte et le glomérule du pronéphros en raison de cette brièveté se projette sur le carrefour artériel. Il est alors assez difficile à distinguer d'autant mieux que le pigment noir est souvent très abondant dans cette région. Quelquefois cependant, les glomérules dépassent la limite externe du carrefour et deviennent visibles en dehors de son bord externe. Enfin il peut arriver, mais cela est assez rare, que le glomérule se trouve franchement reporté en dehors du carrefour en raison de la longueur plus grande de l'artère pronéphrétique.

Voici les résultats exprimés en μ de quelques mensurations effectuées sur les glomérules pronéphrétiques de 7 exemplaires.

Longueur en m/m	Glomérule gauche	Glomérule droit
	FEMELLES	
66	195 X 90	105 X 105
80	180 X 105	195 X 105
86	180 X 145	215 X 160
86	160 X 145	145 X 145
95	195 X 145	265 X 180
107	195 X 160	160 X 145
	MALES	
91	195 X 145	195 X 145

2° La première anse du canal segmentaire ou *anse transversale* (*at* fig. 1) parcourt dans toute son étendue l'appendice rénal et pendant ce trajet elle présente soit de simples sinuosités soit de véritables pelotons plus ou moins compliqués. Son calibre est généralement assez constant, cependant il lui arrive de présenter des dilatations assez considérables.

3° L'anse transversale pénètre dans la masse du lobe subquadrangulaire puis, après un trajet variable, elle se porte en arrière en suivant par conséquent un trajet direct c'est ce que nous avons appelé *l'anse longitudinale directe* (*ad*).

4° L'anse directe atteint souvent et dépasse même postérieusement

la mince lame de tissu qui réunit le lobe subquadrangulaire au reste du rein ; puis elle rebrousse chemin en avant pour constituer *l'anse longitudinale récurrente* (*ar* fig. 1 et 1) dont la marche est inverse de celle de la précédente.

L'anse récurrente, parvenue à une petite distance de l'extrémité antérieure du lobe subquadrangulaire, reprend son trajet direct en parcourant le rein d'avant en arrière. L'uretère atteint ainsi le point où les deux reins s'accolent et ne tarde pas à se porter sur le bord externe de la masse rénale qu'il longe ensuite jusqu'à sa pénétration dans la vessie urinaire (fig. 1,2 et 1 *u*).

On voit, d'après cette description, que le canal pronéphrétique, après avoir quitté l'appendice du rein décrit un S dans la région antérieure de cet organe. C'est là une disposition embryonnaire qui persiste, à peine modifiée, par les circonvolutions, que décrit chacune des deux anses directe et récurrente.

Si l'on fait abstraction des régions très dilatées de l'uretère qui se rencontrent parfois dans l'appendice, non loin du glomérule, on peut donner comme limites assez habituelles de la lumière du canal du pronéphros 12 et 24 μ. Sur les pièces injectées le diamètre de ce canal apparait souvent avec une dimension beaucoup plus grande; cela tient à ce que la masse colorée diffuse souvent dans les espaces intercellulaires de l'épithélium du canal et lui donne fréquemment une teinte aussi foncée que celle de la lumière elle-même (fig. 2 rein droit *u*).

Dans ce cas le diamètre du cylindre coloré est non celui du diamètre interne du canal, mais bien celui de son diamètre externe, L'épithélium ayant souvent une épaisseur d'environ 30 μ il n'est pas rare de trouver des canaux dont le diamètre externe atteint 55 μ.

Les discussions concernant la possibilité de la persistance du pronéphros chez les téléostéens adultes ne sont pas encore closes, car tout dernièrement encore (**1910**) Audigé, dans un important travail sur le rein des poissons osseux, laisse entendre à plusieurs reprises que les observations d'Emery (**1880-1882-1885**) et les miennes (**1906-1908**) ne lui inspirent qu'une médiocre confiance.

Au cours d'une Note datant de quatre ans environ (**1908**), je formulais en ces termes la conclusion de mes recherches : « En résumé, nous avons « trouvé le pronéphros persistant jusque chez l'adulte dans quatorze « espèces de téléostéens appartenant à huit genres différents... Si l'on « ajoute ces quatorze espèces aux deux étudiées par Emery et au neuf

« Gobiésocidés dont il a été question plus haut, on voit que le pronéphros « se montre persistant dans un nombre de téléostéens qui actuellement « n'est pas inférieur à vingt-cinq. »

Audigé cite à peu près textuellement ce passage de ma note (page 287) et ajoute, en manière de commentaire : « D'après cette énumération, il « semble que la disposition glomérulaire du pronéphros, persistant « chez l'adulte, soit un fait presque constant chez les Téléostéens. Mon « avis, par contre, est que cette disposition caractérise surtout les formes « jeunes des Téléostéens ; il ne m'a pas été donné de la trouver une seule « fois chez les poissons osseux adultes que j'ai examinés. Je ne suis d'ail- « leurs pas le seul à faire cette constatation. Haller .... n'a jamais pu « trouver une disposition semblable à celle décrite par Guitel. »

Je ne croyais pas en écrivant les lignes que je viens de citer, qu'elles pourraient jamais être interprétées comme elles l'ont été par Audigé !

J'ai dit : « La persistance du pronéphros a été constatée chez vingt-six téléostéens adultes » mais rien dans ce que j'ai écrit ne peut autoriser à penser que je considère le fait comme « presque constant ».

Mon opinion est tout autre et je reste convaincu que la persistance du pronéphros n'est pas la règle. Je n'ai pas ouvert que des poissons présentant cette persistance et si je n'ai pas publié les faits négatifs qui sont parvenus à ma connaissance, c'est surtout parce que ces faits, rentrant dans le cas général, ne présentaient pas du tout le même intérêt que les positifs ; mais c'est aussi parce que l'affirmation d'un fait négatif exige généralement plus de prudence que celle d'un fait positif.

Audigé déclare qu'il n'a jamais trouvé une seule fois chez les Téléostéens adultes la disposition que j'ai écrite. Cela n'a rien qui puisse étonner, mais n'infirme nullement ce que j'ai écrit *puisque l'auteur n'a pas ouvert une seule des formes dont je me suis occupé.*

Audigé dit encore que Haller « n'a jamais pu trouver une disposition semblable à celle décrite par Guitel ».

On pourrait croire d'après ce membre de phrase, que l'auteur allemand a cherché à mettre mon affirmation en défaut ou tout au moins à la vérifier. Or il n'en est rien. J'ai traduit en son entier le mémoire de Haller. Non seulement je n'ai rien trouvé de semblable, mais j'ai constaté que cet auteur (comme Audigé lui-même) n'a étudié aucune des bêtes sur lesquelles j'ai publié. En outre, bien loin de mettre en doute mes résultats, il écrit à la première page de son mémoire : « Depuis, l'affirma- « tion de Emery a obtenu justice, car Guitel a prouvé que le rein

« antérieur se conserve toute la vie chez les Gobiésocidés sous la forme « d'un gros glomérule de Malpighi et d'un canalicule pelotonné qui se « continue avec celui de l'autre partie du rein. »

Audigé dit encore (page 438) : « ..... à part les travaux d'Emery et « ceux de Guitel, tous les auteurs s'accordent à reconnaître que chez « les Téléostéens adultes, le rein antérieur est transformé en un tissu lym- « phoide, dans lequel sont plongés, parfois totalement atrophiés, parfois « à l'état rudimentaire, l'uretère et des canicules urinifères. »

L'accord existe, cela est parfaitement exact, entre les auteurs (autres que Emery et Guitel) mais ce qu'Audigé omet de faire remarquer, c'est *qu'aucun de ces auteurs* (*dont il est*) *n'a examiné les poissons sur lesquels ont publié* Emery et Guitel.

Cette circonstance diminue à tel point l'importance du désaccord, qu'en réalité elle le fait complètement disparaître. Lorsque deux auteurs constatent, l'un, la présence des néphrostomes chez l'*Acanthias*, l'autre l'absence des mêmes organes chez la Raie, personne ne songe à dire qu'ils sont en désaccord. Or c'est exactement le cas qui se présente ici.

La polémique que soulève Audigé aujourd'hui est exactement comparable à celle qui s'éleva il y a vingt-sept ans entre Emery et Grosglik.

Grosglik (**1885**), se basant sur ses propres recherches concernant *Cyprinus carpio*, *Esox lucius*, *Rhodeus amarus* et *Gasterosteus aculeatus*, émit l'opinion que les observations d'Emery se rapportant au *Fierasfer* et au *Zoarces viviparus* avaient été faites sur des individus non adultes.

Emery répondit (**1885**) qu'il était certain d'avoir examiné des *Fierasfer* adultes ; mais qu'il ne répondait pas de la maturité sexuelle des *Zoarces*.

Or, j'ai confirmé la découverte d'Emery concernant le *Fierasfer* (**1906**) et je puis ajouter ici que, depuis cette époque, il m'a été possible de confirmer également celle relative au *Zoarces*. Dans une femelle de 25 centimètres de longueur, dont les ovaires renfermaient un certain nombre d'embryons mesurant quarante millimètres, j'ai constaté la présence d'un volumineux glomérule pronéphrétique atteignant 300 sur 240 μ.

Ce cas est particulièrement intéressant puisqu'il concerne une bête dont la qualité d'adulte ne peut être mise en doute[1].

Tous ceux qui ont étudié les reins des Téléostéens et Audigé lui-même

1. Il est vrai de dire que la découverte, chez certains *Cottus*, d'un volumineux glomérule pronéphrétique ayant perdu tout rapport de continuité avec son canal évacuateur (voir plus loin le paragraphe concernant la « Regression du pronéphros »), remet tout en question pour ces deux téléostéens et pour une partie de ceux qui ont fait l'objet de ma Note de 1908. Cette circonstance nécessite de nouvelles recherches ayant pour but de vérifier, outre la persistance du glomérule, l'intégrité du canal pronéphrétique.

(p. 338) savent combien ces organes sont variables, je ne dirai pas dans des familles différentes ni même dans des genres différents, mais dans des espèces d'un même genre. Ainsi j'ai constaté la présence du glomérule pronéphrétique dans des *Trachinus vipera* ayant atteint leur maturité sexuelle, tandis que je l'ai cherché vainement dans le *T. draco* examiné dans les mêmes conditions.

Les *Lepadogaster Gouanii* et *bimaculatus* possèdent des canalicules pelotonnés mésonéphrétiques, tandis que les *L. Candollii* et *microcephalus* en sont totalement dépourvus. On pourrait multiplier beaucoup ces exemples.

Je crois donc être parfaitement raisonnable en disant qu'il est tout à fait impossible de se baser sur les conditions observées dans les reins d'un poisson pour en tirer des inductions relatives à ce qui peut être réalisé dans un autre, fut-il extrêmement voisin du premier.

B. Masse lymphoïde renale

Le lobule subquadrangulaire dans lequel évoluent les anses du pronéphros est, ainsi que l'appendice rénal, uniquement constitué par du tissu lymphoide sans autre canalicule que celui du pronéphros. En outre, toute la partie du rein qui fait suite au lobule subquadrangulaire, sur une longueur à peu près égale à ce lobule, n'est également constituée que par du tissu lymphoide.

Les canalicules du mésonéphros n'apparaissent qu'à une faible distance du point d'accolement des deux reins (*l* et *l'* fig. I et 1), dans la partie amincie de ces organes et, comme ils sont tout d'abord très peu développés, le tissu lymphoide, dans la majorité des cas, est encore prédominant dans cette région.

On voit donc que la partie libre du rein forme une volumineuse masse de tissu lymphoide qui, dans sa région la plus épaisse, n'est parcourue que par l'uretère.

Dans le chapitre consacré au mésonéphros, nous préciserons la manière d'être des canalicules mésonéphrétiques les plus antérieurs.

Leydig (1866) a depuis longtemps signalé la présence de la masse énorme de tissu lymphoide située dans la région antérieure du rein du *Cottus gobio*. Il s'exprime à ce sujet de la manière suivante (p. 519) : « Chez le *Salmo salvelinus* la portion la plus antérieure du rein ne contient plus de canalicules... elle se compose d'un stroma conjonctif fort délicat, de vaisseaux sanguins, d'une grande quantité de pigment... à ces éléments

s'ajoutent encore des cellules rondes incolores, semblables à des globules lymphatiques, dont le noyau est simple ou en train de se segmenter, et qui constituent la plus grande partie de la masse... Même observation pour le *Cottus gobio* et l'*Esox lucius.* »

D'après cette citation, le canal segmentaire qui parcourt dans toute sa longueur la masse du tissu lymphoide ci-dessus décrite semble avoir échappé à Leydig.

C. Regression du Pronephros

La disposition du pronéphros telle que nous venons de la décrire a été constatée chez des animaux adultes des deux sexes ; mais chez d'autres nous avons pu constater une régression de cet organe, qui, pour plusieurs raisons, mérite de retenir l'attention.

Dans une note intitulée : Sur la persistance du pronéphros chez les Téléostéens, insérée dans les comptes rendus du 17 août 1908, j'écrivais la phrase suivante déja citée au commencement de ce mémoire :

« Dans un certain nombre d'autres téléostéens, nous n'avons pas « encore pu pratiquer d'injections dans le but de déterminer le domaine « exact du peloton pronéphrétique ; mais nous avons pu constater la « persistance du glomérule du pronéphros, ce qui entraîne nécessaire- « ment l'intégrité du canal qui lui fait suite. Les espèces dans lesquelles « cette constatation a été faite sont les suivantes : *Cottus gobio* L., *bubalis* « *Euphrasen*, etc. »

Nous avons vu plus haut combien est réduit le canal segmentaire dans son parcourt au travers de la grande masse du tissu lymphoide. Cette réduction est évidemment due à l'absence totale de canalicules urinaires dans la plus grande partie de la masse lymphoide. Elle tient sans doute aussi au peu de développement du glomérule pronéphrétique qui persiste ici sous une forme embryonnaire.

La faiblesse de la lumière du canal embryonnaire et la grande longueur de ce canal constitue un obstacle considérable à la pénétration de la masse injectée. Nous avons cependant pu faire parvenir cette dernière jusque dans la cavité de la capsule de Bowman du pronéphros au moins chez quelques femelles.

Chez le mâle, je n'ai pu réussir cette injection. Ce résultat négatif ne doit pas être attribué uniquement à la régression fréquente du pronéphros dont nous allons parler, mais aussi à ce que les mâles étant beaucoup plus rares que les femelles, leurs reins n'ont pu être injectés qu'en très

petit nombre. C'est ainsi qu'il ne m'a pas été possible d'injecter plus d'une dizaine de ces organes tandis que les reins de la femelle ont pu être injectés en quantité beaucoup plus grande.

Il y a cependant des animaux chez lesquels l'injection ne saurait pénétrer. Ainsi j'ai rencontré un mâle chez lequel l'appendice rénal droit était franchement interrompu. Le carrefour artériel se trouvait alors complètement séparé du rein du même côté et le canal segmentaire divisé au moins en deux tronçons, l'un proximal, l'autre distal.

Les coupes m'ont cependant permis de constater la présence d'un volumineux glomérule pronéphrétique presque sphérique dont les plus grands diamètres étaient compris entre 140 et 155 μ (la longueur totale de l'animal étant de 102 millimètres).

A la capsule de ce glomérule faisait suite un peloton très développé (tronçon proximal du canal segmentaire) formé par un canalicule d'apparence tout à fait normale constitué par un épithélium ne semblant différer en rien de ce qu'il est dans les canalicules fonctionnels.

Le tronçon distal du canal segmentaire était inclus dans la tête du rein et la surface de celle-ci tournée vers le glomérule, ne portait plus trace de l'insertion de l'appendice rénal existant à un stade antérieur.

Chez un autre individu mâle de 85 millimètres de longueur, les deux glomérules étaient encore présents et mesuraient de 80 à 100 μ de diamètre. Le gauche n'était relié à la masse du rein que par un tractus conjonctif dans lequel on ne trouvait plus que du pigment. Non seulement le canal segmentaire avait disparu mais le tissu lymphoide lui-même avait été résorbé.

Au voisinage du glomérule, on retrouvait un court tronçon représentant la partie de l'uretère tout à fait voisine de la capsule de Bowmann.

Enfin chez une femelle de 102 millimètres de longueur totale, les deux appendices qui, macroscopiquement, semblaient être en continuité avec le carrefour artériel en étaient réellement séparés comme le montraient les coupes. Chacun d'eux se terminait par une surface arrondie tangente au carrefour mais l'artère pronéphrétique était absente.

En outre, les deux glomérules qui étaient encore présents et mesuraient respectivement 120 sur 100 et 140 sur 90 μ étaient inclus dans le tissu lymphoide de l'extrémité de l'appendice. Il semble que cette situation du glomérule ait été acquise secondairement par une sorte d'invagination qui aurait entraîné dans l'intérieur du tissu lymphoide, non seulement

le glomérule ; mais encore une partie du pigment revêtant primitivement la surface de l'appendice.

Le canal segmentaire était interrompu à une petite distance de la capsule de Bowmann du glomérule[1].

Il est fort possible que la continuité du canal segmentaire disparaisse chez tous les *Gottus gobio* lorsque la saison de la reproduction est complètement terminée ; mais je ne puis rien affirmer à cet égard.

En effet, je ne sais si les individus dans lesquels l'injection a été poussée jusqu'au glomérule traversaient seulement leur première période de reproduction ou s'étaient déjà reproduit antérieurement.

Les deux seuls points que je sois en mesure d'affirmer c'est que l'intégrité du canal segmentaire a été constatée chez des individus en pleine reproduction, tandis que d'autres individus montraient une régression certaine du même canal avec la conservation du glomérule ce qui implique nécessairement la cessation de la fonction excrétrice de ce dernier.

Il est à ce propos un fait sur lequel il me semble utile d'attirer l'attention.

L'interruption du canal segmentaire dont il a été question plus haut semble pouvoir s'expliquer mécaniquement par la suppression de la sécrétion du glomérule.

Dans cette hypothèse, il était intéressant de vérifier si le glomérule annexé à un canal segmentaire interrompu reçoit encore du sang artériel.

J'ai injecté un certain nombre de *Cottus gobio* mâles par l'aorte et j'ai constaté que partout le glomérule recevait la masse à injection même dans les cas où l'interruption du canal segmentaire était certaine.

La première conséquence à tirer de là c'est que l'injection artérielle ne peut être employée comme un moyen de contrôler l'état fonctionnel du glomérule ; la seconde c'est que l'épithélium secréteur du glomérule doit évidemment subir une importante transformation au moment où cesse d'exister la communication entre la capsule de Bowmann et le canal segmentaire.

D. Mesonéphros

Il est difficile en l'absence de toute donnée embryogénique, de tracer avec certitude la limite postérieure du pronéphros et nous admettrons

1. Calderwood (dès 1891) avait constaté la persistance du glomérule de pronéphros chez le *Cyclopterus lumpus* et sa complète séparation du corps rénal. Cette découverte aurait dû me mettre en garde contre l'idée fausse que la persistance du glomérule entraîne l'intégrité du canal pronéphrétique faisant suite à la capsule de Bowmann.

que le mésonéphros commence avec les canalicules pelotonnés les plus antérieurs ce qui n'est probablement pas tout à fait exact.

Dans toute la longueur de son trajet pronéphrétique l'uretère conserve à très peu près le calibre réduit déjà signalé précédemment ; mais à partir du point où il commence à recevoir les canalicules du mésonéphros, son diamètre augmente progressivement d'avant en arrière jusqu'au point où il quitte la substance du rein pour se jeter dans la vessie urinaire.

Dans la moitié antérieure environ de son trajet, l'uretère est plongé dans la substance rénale et reçoit les canalicules rénaux un peu dans toutes les directions ; mais, plus en arrière, lorsqu'il longe le bord externe du rein il ne reçoit plus que de volumineux canaux qui l'abordent tous sur sa face interne et se disposent d'une manière souvent très régulière sans qu'il y ait cependant dans cette disposition rien de métamérique (*cc* fig. 1).

Les canalicules mésonéphrétiques les plus antérieurs se trouvent situés dans la partie tout à fait postérieure de la région libre du rein. Ces canalicules débouchent isolément dans l'uretère ; ils sont notablement plus courts que ceux qui viennent en arrière d'eux, néanmoins ils comportent un glomérule qui, en raison du peu d'épaisseur de la masse de tissu lymphoide dans cette partie du rein, est souvent visible même dans les régions non injectées (*g* fig. 1).

Bientôt cependant les canalicules deviennent plus longs, plus nombreux et ne tarde pas à se réunir plusieurs ensemble avant de déboucher dans l'uretère.

Cette réunion de plusieurs canalicules donne lieu aux volumineux canaux secondaires (*cc*), dont il a été question quelques lignes plus haut, canaux qui se jettent régulièrement en grand nombre dans l'uretère, qu'ils abordent par sa face interne dans la moitié postérieure la plus volumineuse du rein (fig. 1).

La présence des glomérules est aussi facile à constater dans l'épaisse masse rénale unique (*g'*) que dans les parties libres et peu épaisses des reins (*g*). On voit donc que les glomérules existent dans toute l'étendue des reins sauf bien entendu dans la région de ces organes qui ne comporte que du tissu lymphoide traversé par le canal segmentaire non ramifié.

E. Calculs

J'ai constaté la présence de calculs dans le canal pronéphrétique d'un individu mâle de 100 millimètres de longueur.

Ces calculs étaient très petits (fig. II).

Dans un cas, trois calculs se trouvaient rapprochés dans la lumière du canal et présentaient les particularités suivantes :

Le plus volumineux ne dépassait pas 18 μ sur 12 μ ; il possédait deux noyaux et devait indubitablement résulter de la soudure de deux calculs élémentaires uninucléés.

Un autre mesurait 12 μ sur 10 et n'avait qu'un seul noyau très volumineux, l'écorce se trouvant réduite à moins d'un μ. Son noyau semblait résulter de l'agglomération d'un certain nombre de particules arrondies représentées un peu trop nettement dans la figure annexée à cette description.

Fig. II. Trois calculs en place dans la lumière (*l*) de l'une des anses pronophrétiques d'un *Cottus gobio* mâle de 100 mm. de longueur totale. Grossissement : 825 diamètres.

Enfin le troisième, tout à fait sphérique, mesurait 9 μ avec un petit noyau de 4 μ.

La partie de l'anse pronéphrétique qui renfermait ces trois calculs avait une lumière (*l'*) d 16 à 20 μ de diamètre.

Tous ces calculs avaient leur surface lisse. Le plus gros présentait au moins trois tubérosités peu saillantes ; mais aucun ne possédait les nombreuses aspérités aiguës que j'ai rencontrées dans les calculs du rein du *Lepadogaster Candollii*.

Le petit volume de ces calculs et leur rareté m'empêchent d'en donner l'analyse chimique.

F. Gros troncs veineux

La veine caudale ne peut être aperçue dans la cavité générale du *Cottus gobio* les reins étant en place. Dans le petit nombre d'individus que j'ai examinés à ce point de vue, cette veine abandonne le canal hémal au niveau de la douzième vertèbre et se jette aussitôt dans la masse des reins qu'elle aborde par leur face dorsale à une distance variable de leur extrémité postérieure, mais généralement très près de cette extrémité.

La veine cardinale droite est de beaucoup la plus volumineuse et la plus longue (*cd*). Elle débute dans la région postérieure tout à fait dilatée des deux reins par une arborisation souvent visible sans aucune injection.

Le tronc veineux constitué par l'anastomose de ces premiers vaisseaux est situé sur la face ventrale de la masse commune des deux reins qu'il parcourt en suivant sa ligne médiane (*cd* fig. 1 et 2).

Ce tronc acquiert rapidement un volume considérable (dans un individu adulte de 63 millimètres de longueur, où ce tronc est particulièrement volumineux, il mesure 330 μ un peu en arrière du point où s'accolent les deux reins tandis qu'au même niveau les reins intimement accolés l'un à l'autre ne mesurent que 550 μ) et passe presque sans changer de direction dans la partie isolée du rein droit qu'il traverse d'arrière en avant (*cd'*) pour s'aboucher à plein canal dans la substance du lobe subquadrangulaire avec la veine cardinale antérieure du même côté.

La veine cardinale gauche (*cg* fig. 2) est infiniment plus courte que sa symétrique. Elle n'existe en effet que dans la partie du rein gauche où cet organe est séparé de son symétrique ; elle a donc une longueur environ quatre à sept fois plus courte que la droite. Elle prend naissance dans la partie postérieure de la partie isolée du rein gauche par une arborisation veineuse que l'on peut souvent distinguer sans injection préalable et se porte d'arrière en avant pour atteindre bientôt le lobe subquadrangulaire dans la substance duquel elle s'abouche à plein canal avec la veine cardinale antérieure du même côté.

Chaque veine cardinale antérieure aborde le rein par son extrémité antérieure et comme nous venons de le dire s'abouche à plein canal dans le lobe subquadrangulaire avec la veine cardinale postérieure correspondante.

Au point où les deux veines cardinales d'un même côté se réunissent vient se greffer le canal de Cuvier. Ce canal prend donc naissance sur la face ventrale du lobe suquadrangulaire, mais le point où il s'insère varie dans une certaine mesure, se trouvant tantôt au milieu de la face ventrale du lobe subquadrangulaire, tantôt au contraire reporté à l'extrémité antérieure du même lobe et par suite du rein. Dans ce dernier cas, la veine cardinale antérieure atteint le canal de Cuvier au point même où elle aborde le rein et n'entre pour ainsi dire pas dans sa substance.

G. Rapports des Uretères avec les Veines cardinales

Les uretères contractent généralement des rapports étroits avec les veines cardinales postérieures.

L'uretère droit, à partir de l'S du pronéphros jusqu'au point d'accolement des deux reins et même quelquefois un peu plus loin en arrière, chemine en restant appliqué contre la paroi de la veine cardinale postérieure. L'uretère n'est fréquemment séparé de la large lumière de la veine

cardinale que par l'endothélium de celle-ci et on le voit souvent faire saillie dans la cavité de la veine sur une épaisseur égale à la moitié de sa section transversale. C'est le plus souvent contre la paroi dorsale de la veine que s'applique le canal segmentaire, mais il peut aussi s'accoler à sa paroi externe et le rapport de position des deux organes peut varier dans le même individu d'un point à l'autre de leur trajet. Au niveau du point où s'accolent les deux reins, le canal segmentaire, s'il n'est pas déjà accolé à la face externe de la veine cardinale, l'atteint pour se porter encore plus en dehors et parvenir sur le bord externe de la masse rénale commune, qu'il longe ensuite jusqu'à la vessie urinaire.

L'uretère gauche présente avec la veine cardinale postérieure du même côté, les mêmes rapports que ceux que nous avons notés du côté droit. Ici cependant, en raison du moindre développement de la veine cardinale, les rapports sont moins étroits et le canal peut même rester à une certaine distance de la veine.

L'accolement des uretères aux veines cardinales correspondantes constitue une fréquente cause d'insuccès pour les injections. En effet, la veine cardinale vide ou ne renfermant qu'un caillot qui ne remplit pas complètement sa lumière, constitue une région de moindre résistance pour l'uretère et il arrive fréquemment que ce dernier, sous la pression du liquide injecté, se rompe dans la veine et la remplisse d'une masse colorée qui rend souvent la pièce complètement inutilisable.

Ce rapport intime entre l'uretère et la veine cardinale est un rapport embryonnaire, comme on peut le constater, par exemple, sur les figures qu'a données Félix (**1897**) du développement de la Truite.

La facilité désespérante avec laquelle le canal segmentaire éclate dans la veine cardinale sous la pression des injections chez les *Cottus*, les *Lepadogasters*, les *Callionymus*, etc., me donne à penser que ce rapport embryonnaire doit persister chez un grand nombre de téléostéens adultes.

III. PARTICULARITÉS CONCERNANT LA REPRODUCTION

A. Maturité sexuelle

Plusieurs auteurs ont contesté la possibilité de la persistance du pronéphros chez les téléostéens adultes. Il est donc de toute nécessité quand on a constaté la présence du glomérule pronéphrétique et la continuité du canal dans lequel il déverse sa sécrétion, de vérifier l'état de maturité sexuelle de l'animal en cause.

Pour le mâle, la question ne souffre aucune difficulté, il suffit d'examiner ses glandes sexuelles qui pendant la période de reproduction fournissent une grande quantité de sperme.

Quand on a affaire à des formes dans lesquelles le mâle présente des caractères sexuels secondaires très tranchés comme par exemple les *Callionymus*, on dispose d'un moyen encore plus expéditif qui permet d'affirmer en toute certitude la qualité d'adulte si les caractères sont parfaitement développés. Ce procédé a le grand avantage de s'appliquer aux animaux conservés.

En ce qui concerne les femelles, l'état des glandes sexuelles ne peut plus suffire.

En effet, il est démontré (Guitel **1892**,**1893**) que certains téléostéens (*Gobius*, *Blennius*, *Clinus*) pondent plusieurs fois pendant la saison de la reproduction. Le *Gobius minutus* par exemple (**1892**) dépose une ponte toutes les semaines quand il est abondamment nourri en aquarium.

Quand on ouvre une femelle qui vient de déposer ses œufs on trouve nécessairement des ovaires ne contenant que de très petits œufs[1] dont les plus volumineux mettront 7 jours pour arriver à maturité parfaite.

Il en est probablement de même pour le *Cottus gobio* de telle sorte que l'état des ovaires ne peut sans doute renseigner sur la maturité sexuelle de cet animal que si l'examen de ces glandes coïncide exactement avec le moment qui précède immédiatement le dépôt des œufs.

Mais il existe dans ce poisson un caractère permettant d'affirmer en toute certitude l'état de maturité sexuelle d'un individu femelle donné.

En effet l'orifice génital de la femelle, situé entre l'anus et une courte papille urinaire, ne s'ouvre qu'au moment de la première ponte, vraisemblablement sous la poussée des premiers œufs expulsés au dehors.

Pendant la période d'activité sexuelle, on rencontre beaucoup de femelles ayant la taille et toutes les apparences de l'adulte ; mais dont l'orifice génital est encore obturé par une mince membrane.

Cette particularité anatomique que je constate ici pour la première fois chez un téléostéen et que je n'ai trouvée mentionnée nulle part, ne doit cependant pas être isolée dans ce groupe.

1. Il reste quelquefois dans la cavité de l'ovaire des œufs entièrement libres, parfaitement mûrs qui n'ont pas été expulsés lors de la dernière ponte.

La présence de ces œufs permet d'affirmer l'état adulte, car elle démontre l'existence d'au moins une expulsion d'œufs mûrs. Ce caractère a l'avantage de s'appliquer aux animaux conservés, malheureusement il ne se présente qu'accidentellement et ne s'applique par suite qu'à un très petit nombre d'individus.

B. Ponte

J'ai obtenu en captivité la ponte du *Cottus gobio*, mais les œufs que j'ai examinés ont toujours été déposés sans le concours du mâle.

La ponte de ce poisson se présente sous la forme d'une masse d'œufs jaune clair qui sont tous réunis entre eux par un mucus parfaitement transparent qui semble comporter des tractus ayant, sous l'eau, l'apparence de filaments.

L'existence de ces filaments ne semble d'ailleurs pas correspondre à quelque chose de réel ; il doit plutôt s'agir de différence de densité ou de consistance dans la masse du mucus qui existe d'ailleurs en très faible quantité.

Au point de vue de la consistance et de la réfringence, on peut comparer ce mucus à celui qui s'échappe en grande abondance de la peau d'un *Cottus* quand on le tue en le soumettant à l'action des vapeurs de chloroforme.

Le mucus réunissant les œufs du *Cottus gobio* est à rapprocher de celui que Le Danois (1911) a décrit chez le *Cottus bubalis :*

« Quand la femelle a trouvé une place pour pondre elle expulse lente-
« ment les œufs qui sortent englués dans un mucus incolore... » (p. 145).

C. Orifices sexuels

Nous avons dit (p. 467) que dans la femelle qui n'a pas encore pondu l'orifice sexuel est encore obturé par une mince membrane située en arrière de l'anus, membrane qui cède sous la pression des premiers œufs mûrs expulsés.

En arrière de l'orifice sexuel de la femelle se trouve une papille urinaire dont la forme est extrêmement variable.

Chez le mâle en état de reproduction, j'ai constaté la présence d'une papille urogénitale conique située immédiatement en arrière de l'anus. Dans un mâle de 91 millimètres de longueur totale, cette papille mesurait 1,65 millimètre de longueur et 1,45 de largeur à sa base.

TECHNIQUE

Depuis la publication de mon travail sur le rein des Gobiésocidés (1906) j'ai apporté à la technique de mes recherches quelques modifications que je voudrais indiquer ici.

Les injections ici encore, ont été faites sur des pièces fixées.

La déchloruration par l'alcool a l'inconvénient de durcir considérablement les tractus conjonctifs qui fixent solidement les reins au squelette et rendent dans certaines formes son extirpation difficile. En outre, lorsque les reins sont épais, le bichlorure ne les pénètre jamais entièrement lors de la fixation en place et ces reins, qui en certaines de leurs parties ne sont alors fixés que par l'action de l'alcool, ne peuvent supporter l'injection.

Pour remédier à ces deux inconvénients, après avoir fixé les reins en place pendant 20 ou 30 minutes, ces organes étaient extraits *sous l'eau* puis fixés de nouveau pendant 15 à 20 minutes. C'est alors seulement qu'ils étaient plongés dans l'alcool iodé, puis dans l'alcool pur.

Il serait évidemment préférable d'extraire les reins tout d'abord et de les fixer ensuite; mais dans ces conditions, l'extraction est souvent rendue très difficile par la grande fragilité de leur tissu qui se déchire avec une désespérante facilité.

Dans le *Cottus gobio* les injections pénètrent très difficilement jusqu'au glomérule en raison de la faiblesse de la lumière du canal segmentaire.

Pour tirer partie des pièces incomplètement injectées, j'ai employé le procédé suivant.

Quand une pièce, sans être complètement injectée, présentait néanmoins une assez grande pénétration de la masse bleue elle était déshydratée complètement par le passage dans les alcools puis plongée dans l'essence de girofles qui rapidement l'éclaircissait et permettait de découvrir la partie injectée. Un croquis rapide fixait les points de repère essentiels et la pièce était alors repassée par les alcools, colorée et débitée en coupes.

Il était souvent possible alors, sans employer le procédé pénible de la reconstitution, de suivre sous le microscope la petite partie de canal non injectée et de déterminer sa manière de se comporter jusqu'au glomérule soit qu'elle se continue intacte jusqu'à ce dernier, soit qu'au contraire elle se trouve interrompue par suite d'un commencement de régression du pronéphros.

Il est bien évident que ce procédé altère les éléments anatomiques par suite de l'immersion dans l'essence éclaircissante; mais il faut remarquer que le séjour dans l'éclaircissant ne dure que très peu de temps et en outre qu'il ne s'agit là que d'un procédé de recherche purement anatomique ayant simplement pour objet de vérifier la continuité du canal segmentaire ce qui n'exige nullement une excellente conservation des éléments anatomiques.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1910 Audigé (J.). Contribution à l'étude des reins des poissons téléostéens (*Arch. Zool. exp.* (5) Vol. IV).

1891 Calderwood (W. L.) The Head Kidney of Teleostean Fishes (*J. Mar. Biol. Ass. New Series*, Vol. II n° 1).

1882 Emery (Carlo) Fierasfer. Studi intorno alla Sistematica, l'Anatomia e la Biologia delle specie Mediterranee di questo genere (*Acc. Lincei Anno* CCLXXVII).

1881-2 Emery (Carlo). Zur Morphologie der Kopfniere der Teleostier (*Biol. Centrbl.*, Vol. I).

1882 *a* Emery (Carlo). Studi intorno allo sviluppo ed alla morfologia del rene dei Teleostei (*Atti Acc. Lincei Anno* 279 *Serie terza*, Vol. XIII).

1882 *b* Emery (Carlo). Etudes sur le développement et la Morphologie des reins des poissons osseux (*Arch. ital. Biol.* Tome II). Traduction française par l'auteur du mémoire précédent avec une figure sur zinc en moins.

1885 Emery (Carlo). Zur Morphologie der Kopfniere der Teleostier (*Zool. Anz.* Vol. VIII).

1897 Félix (W.). Beitrage zur Entwickelungsgeschichte der Salmoniden (*Anat. Hefte. Arb.* VIII Band 1897 Wiesbaden).

1885 Grosglik (S.). Zur Morphologie der Kopfniere der Fische (*Zool. Anz.* Vol. VIII).

1892 Guitel (Frédéric) Observations sur les mœurs du *Gobius minutus* (*Arch. Zool. exp.* (2) Vol. X).

1893 Guitel (Frédéric). Observations sur les mœurs de trois Blenniidés *Clinus argentatus*, *Blennius Montagui et Blennius sphynx* (*Arch. Zool. exp.* (3) Vol. 1).

1906 Guitel (Frédéric). Recherches sur l'anatomie des reins de quelques Gobiésocidés (*Arch. Zool. exp.* (4) Vol. V).

1908 Guitel (Frédéric). Sur la persistance du pronéphros chez les Téléostéens (*C. R. Ac. Sci. Paris*).

1910 Guitel (Frédéric). Sur les reins du *Crystallogobius Nilssonii* Duben et Koren (*Bull. Soc. sc. et méd. Ouest* Vol. XIX).

1912 Guitel (Frédéric). Sur les reins des *Cottus gobio* et *bubalis* (*C. R. Ass. Anatomistes* Vol. 14).

1908 Haller (B.).Zur Phylogenese des Nierenorganes (Holonephros) der Knochenfische (*Jenaische Zeit. Naturwiss.* Vol. 43).

1911 Le Danois (Edouard). Sur la ponte de *Cottus bubalis* Euphrasen (*Bull. Soc. zool. France* Vol. XXXVI).

1866 Leydig. Traité d'Histologie comparée 8° (*Paris*).

1897 Vincent (Swale). Contributions to the comparative Anatomy and Histology of the Suprarenal Capsules (*Tr. Zool Soc. London* Vol. XIV).

EXPLICATION DE LA PLANCHE XX

Les pièces ont été fixées au sublimé acétique, injectées à la métagélatine de Fol au bleu soluble, puis photographiées.

Les photographies ont été prises avec des objectifs Microplanar Krauss-Zeiss. La figure 1 avec l'objectif de 100 mm. de foyer ; la figure 2 avec l'objectif de 75 mm. et la figure 3 avec l'objectif de 50 mm.

Les plaques employées étaient les panchromatiques Lumière.

Dans les trois femelles auxquelles ont été empruntés les reins injectés et représentés ici, les ovaires ne renfermaient pas d'œufs mûrs. Lorsque ces injections ont été poussées, je ne connaissais pas encore l'existence de la membrane obturatrice de l'orifice sexuel femelle avant la première ponte. Je ne puis donc affirmer que les bêtes dont il s'agit ici étaient parfaitement adultes.

Lettres communes aux figures 1 et 2.

ab, veines branchiales ; *ao*, aorte ; *app*, *app'*, appendices gauche et droit du pronéphros ; *asc*, artère sous-clavière ; *cd*, veine cardinale droite dans la région d'accolement des reins ; *cd'*, veine cardinale droite dans la région où le rein droit est séparé du gauche ; *cS*, corpuscules de Stannius ; *lsq*, *lsq'*, lobes subquadrangulaires gauche et droit : s_1, s_2, s_3, sillons transversaux de la face supérieure des reins, le premier sert de logement à l'artère sous-clavière ; (*asc*) et au ligament vertébro-claviculaire, les deux autres à des nerfs spinaux ; *u*, uretère.

FIG. 1 Reins d'un *Cottus gobio* femelle de 101,5 mm. de longueur totale vus par leur face dorsale ; *ac*, artère cœliaque ; *ar*, anse récurrente du canal pronéphrétique injectée par la masse bleue ; l'anse directe n'a pas reçu de masse. Voir fig. 1 du texte ; *cc*, canalicules rénaux collecteurs non loin du point où ils se jettent dans le canal segmentaire ou uretère (*u*) ; *g*, glomérules mésonéphrétiques dans la région des reins où ces organes sont séparés ou viennent de s'accoler ; *g'*, glomérules mésonéphrétiques dans la région des reins où ces organes sont franchement réunis en une seule glande ; *l* et *l'* limites antérieures de l'existence des canalicules mésonéphrétiques. En avant de cette limite on ne trouve plus qu'une masse de tissu lymphoïde parcourue par le canal segmentaire (*u*) ; Grossissement 9,1 diamètres.

FIG. 2 Reins d'un *Cottus gobio* femelle de 83,5 mm. de longueur totale vus par leur face dorsale. *cg*, veine cardinale gauche. Elle n'existe que dans la région où le rein gauche est séparé du droit ; *i*, isthme très mince du rein gauche au point où il se soude au rein du côté opposé. Il y avait des canalicules injectés dans cette mince lame, mais en raison de leur faible coloration, ils ne sont pas venus sur les clichés ; *st*, section transversale dans le rein gauche. Elle avait été pratiquée pour permettre de pousser l'injection dans la région la plus antérieure du rein, mais la masse n'a pu passer. Grossissement : 11,2 diamètres.

FIG. 3 Partie médiane des reins d'un *Cottus gobio* femelle de 82 mm. de longueur totale vus par leur face dorsale. *cd*, veine cardinale droite ; *g*, *g'* glomérules mésonéphrétiques ; *rd*, rein droit ; *rg*, rein gauche. Les autres lettres comme dans les figures précédentes ; Grossissement : 18,6 diamètres.

ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE
Tome 52, p. 473 à 607.
10 Novembre 1913

ESSAI SUR LA MORPHOLOGIE ET LA PHYSIOLOGIE DU MUSCLE LATÉRAL CHEZ LES POISSONS OSSEUX

PAR

RENÉ CHEVREL

Chef des Travaux de Zoologie Maître de Conférences adjoint à la Faculté des Sciences et chargé de Cours d'Histoire naturelle à l'Ecole de Médecine et de Pharmacie de Caen.

TABLE DES MATIÈRES

Pages

Introduction.

CHAPITRE I. — Description des Muscles latéraux 475
Conformation des myomères (p. 479).

CHAPITRE II. — Recherche des causes des particularités des septa et des myomères (p. 482). Nécessité de la subdivision des muscles latéraux en segments ou myomères (p. 482). Inclinaison des septa d'avant en arrière et Inscriptions tendineuses en zigzag (p. 488).

CHAPITRE III. — Terminologie (p. 496). — Mode de contraction des muscles somatiques 497
Inégal raccourcissement des fibres des myomères (p. 498). Intensité de traction variable avec la position des fibres (p. 501). Mode d'action d'une fibre sur le septum mobile et consécutivement sur la vertèbre correspondante (p. 508).

CHAPITRE IV. — Mode de contraction des muscles somatiques (suite) 512
Limite de contraction des fibres musculaires (p. 512). Calcul de la limite de contraction des fibres profondes sur un myomère de Tanche (p. 514). Les fibres superficielles se comportent autrement que les fibres profondes (p. 520). Mode de contraction des fibres superficielles (p. 522). Influence de la peau sur la contraction des fibres superficielles (p. 526). Position de la 1re fibre à contraction maximum (p. 527). De l'épaisseur véritable d'un myomère (p. 531).

CHAPITRE V. — Mode de contraction des muscles somatiques (suite) 533
Disposition du septum en chevron (p. 533). Modifications subies par le chevron quand plusieurs fibres sollicitent le septum (p. 538). Influence du septum horizontal sur la contraction des fibres placées dans son voisinage (p. 541).

CHAPITRE VI. — Mode de contraction des muscles somatiques (suite) 544
De l'action des fibres sur les diverses régions des septa (p. 544). Formation des cônes de traction (p. 549). Inscriptions tendineuses (p. 555).

CHAPITRE VII. — Mode de contraction des muscles somatiques (suite) 558
Partie hypoaxiale des muscles somatiques (p. 558).

Pages
CHAPITRE VIII. — Conséquences qui découlent du jeu des muscles somatiques 568
CHAPITRE IX. — Muscle rouge ou Muscle de la Ligne latérale 571
Mode probable de contraction des fibres du muscle rouge (p. 572).
CHAPITRE X. — Répercussion du jeu des muscles latéraux sur la formation de certaines parties du squelette. 576
Arcs vertébraux. Apophyses épineuses et Côtes (p. 576). Côtes supérieures et Arêtes médianes (p. 578). Arêtes (p. 582).
CHAPITRE XI. — Cartilages intermusculaires 586
Fonctions des Cartilages intermusculaires (p. 593).
CHAPITRE XII. — Répercussion du mode de contraction des muscles latéraux sur la morphologie du corps.. 595
CONCLUSIONS 604
AUTEURS CITÉS 607

INTRODUCTION

J'ai été amené à m'occuper du Muscle latéral des Poissons osseux en cherchant à déterminer sa part et son mode d'influence sur la disposition de certaines parties du squelette axial, et en particulier sur les apophyses épineuses dorsales et ventrales. Car les rapports entre ces deux sortes d'organes ne sont pas purement passifs. Il suffit, comme on sait, de considérer certains os longs pour se convaincre que là où s'insère un muscle l'os présente des crêtes, des saillies de forme variée ; qu'en outre, certaines régions de l'os sont tordues ou déformées par l'action manifeste des muscles. Il est donc légitime de reconnaître à ceux-ci une part d'intervention dans la structure morphologique de ceux-là, et l'étude de leur développement vient encore appuyer cette opinion.

« Les os, dit SABATIER (**1880**), sont faits pour les muscles plus encore « que les muscles pour les os. Cette proposition trouve du reste un élé- « ment de démonstration dans la date relative d'apparition du système « musculaire et du système osseux... Les muscles apparaissent de très « bonne heure et sont d'abord en rapport avec un tissu conjonctif « embryonnaire qui acquiert plus tard la consistance osseuse à mesure « que le système musculaire dont il doit rendre l'action utile acquiert « plus d'énergie et plus d'activité. On sait, du reste, aussi que dans « l'apparition successive des types de la série phylogénique le système « musculaire a largement précédé les parties solides qui doivent leur « servir de leviers... Il serait donc rationnel d'établir les homologies « osseuses sur l'étude des parties musculaires. »

C'est ce que j'ai essayé de faire pour les côtes et les arcs vertébraux. Mais laissant de côté pour l'instant cette question de l'homologie de certains os que je reprendrai dans un autre travail, je ne veux m'occuper ici que de l'étude des muscles somatiques qui recouvrent de chaque côté

la colonne vertébrale et qui constituent les parois latérales du tronc et de la queue. On les connaît sous le nom de *grands muscles latéraux* ou simplement de *muscles latéraux* ou encore de *muscles somatiques*.. Ils s'étendent de la région occipitale du crâne et de la ceinture scapulaire d'une part à l'extrémité postérieure de la queue, tout près de l'origine de la nageoire caudale, de l'autre. Leur rôle principal est de déplacer la queue alternativement à droite et à gauche pour opérer la propulsion du corps : ce sont les organes essentiels de la locomotion rapide. Ils possèdent des caractères particuliers qui s'harmonisent avec leur fonction et qu'il est intéressant d'examiner avec quelque détail. Leur disposition habituelle n'est cependant pas générale ; mais à part quelques modifications dues à des causes diverses, elle se retrouve chez la presque totalité des Téléostéens, seuls poissons envisagés dans ce travail.

Chapitre I

DESCRIPTION DES MUSCLES LATÉRAUX

Quand on a dépouillé de sa peau le corps d'un Téléostéen, la surface de la masse musculaire sous-jacente apparaît de chaque côté comme subdivisée en bandes d'épaisseur à peu près égale par des lignes parallèles, très étroites, qui s'étendent en zigzaguant de la crête dorsale à la carène ventrale. Ces lignes souvent pigmentées ou légèrement teintées, ne sont autre chose que la limite externe, mise à nu par l'enlèvement du tégument, de cloisons fibreuses aponévrotiques ; il serait plus juste de dire leur *section*, car après avoir pris naissance dans le tissu conjonctif qui enveloppe la colonne vertébrale et ses appendices, elles traversent toute l'épaisseur du muscle latéral et, à la périphérie, vont se mêler intimement aux fibres du derme cutané. L'enlèvement de celui-ci amène la rupture ou le *sectionnement* des cloisons ; les lignes intermusculaires sont donc bien des sections transversales des cloisons fibreuses ; on peut encore les considérer comme les *intersections* des cloisons avec la peau ; on les

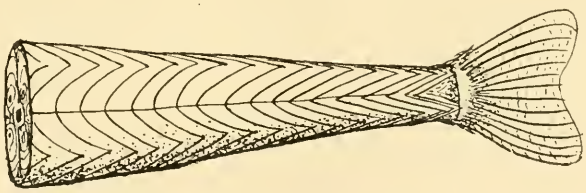


Fig. I. Figure demi-schématique montrant les lignes en zigzag ou Inscriptions tendineuses à la surface du corps.

nomme aussi *Inscriptions tendineuses* (fig. 1). La subdivision de la masse musculaire somatique n'est donc pas seulement superficielle, elle est profonde, et le muscle se trouve ainsi partagé, dans toute sa longueur, en segments transversaux qu'on nomme Myomères et dont le nombre égale celui des vertèbres dont se compose la colonne vertébrale. Chaque Myomère est limité en avant et en arrière par ces cloisons fibreuses sur lesquelles s'insèrent directement, sans l'intermédiaire de prolongements tendineux, les portions de fibres musculaires qui le composent. Les cloisons fibreuses, qu'on nomme encore Septa ou Myocomes étant sensiblement parallèles, l'épaisseur d'un myomère est à peu près constante[1]. Je n'en dirai pas autant de sa largeur qui va en diminuant de la ligne latérale à la crête dorsale ou à la carène ventrale où elle est presque nulle. Si les septa étaient perpendiculaires à l'axe squelettique, la forme des myomères pourrait être assez exactement rapportée à celle de prismes triangulaires dont les bases ne seraient autres que ces septa et la hauteur, l'intervalle qui les sépare. Mais il est loin d'en être ainsi ; la forme des myomères est subordonnée à la configuration des cloisons fibreuses et cette configuration est extrêmement compliquée. Essayons de la fixer.

Chaque septum, ai-je dit, traverse le muscle latéral dans toute sa hauteur et dans toute sa largeur ; son contour profond s'insère sur le corps de la vertèbre et ses principaux appendices : arcs vertébraux et apophyses épineuses. Celles-ci étant toujours, chez les poissons osseux, plus ou moins inclinées en arrière, l'insertion profonde du septum affecte donc, du moins dans la région caudale, la forme d'une ligne brisée dont l'angle appuyé sur le corps de la vertèbre est dirigé en avant. Le reste du contour, fixé à la peau, s'étend de l'extrémité libre de l'apophyse supérieure à l'extrémité libre de l'apophyse inférieure ; mais, au lieu de former, entre ces deux points, une courbe régulière, ce contour montre à la surface du muscle latéral, une fois le tégument enlevé, une ligne en zigzag qui se comporte de la manière suivante. Elle part de la crête dorsale, à l'extrémité d'une apophyse épineuse, se porte en arrière et en bas suivant une direction presque rectiligne, puis brusquement revient en avant en faisant avec sa première portion un angle aigu ; arrivée vers le milieu de la paroi latérale du corps, elle recommence sur la moitié ventrale du

1. J'entends ici par Epaisseur l'intervalle compris entre 2 septa consécutifs ; mais ce terme servant à désigner une mesure dirigée d'avant en arrière dans le sens de la Longueur du muscle latéral, je l'appellerai désormais Longueur pour ne pas prêter à confusion. De même, je désignerai sous le nom de Largeur l'intervalle transversal compris entre la colonne vertébrale et les parois latérales du corps, et enfin Hauteur celui qui va de bas en haut ou de haut en bas, c'est-à-dire du septum horizontal vers les apophyses épineuses, dorsales ou ventrales.

muscle latéral, mais en sens inverse, la marche que je viens de décrire. Elle retourne en arrière, puis brusquement se dirige en avant pour aller se terminer sur la carène ventrale en un point à peu près symétrique de celui d'où elle est partie. Elle se subdivise donc en 4 portions. L'angle formé par les 2 médianes a son sommet dirigé en avant ; il est le plus souvent obtus ; mais comme ses côtés sont curvilignes, il est parfois effacé et ses 2 côtés forment par leur réunion une courbe régulière ouverte en arrière. Les 2 autres angles sont aigus et tournés vers la nageoire caudale. Tel est l'aspect que prend, à la surface du muscle latéral, l'intersection d'un septum avec la peau. Si l'on envisage l'ensemble de ces intersections, on constate que les angles qu'elles forment sont d'autant plus ouverts qu'ils sont plus près de la tête ; et réciproquement ils sont d'autant plus fermés qu'ils sont plus près de la queue. Nous verrons plus tard pourquoi.

Si l'on s'en tenait à ces apparences, on n'aurait qu'une idée imparfaite de la véritable conformation du septum. D'après l'aspect qu'il revêt à la surface du muscle somatique, il semble, en effet, former 3 cônes : le médian, de beaucoup le plus important, tourne en avant son sommet qu'il appuie sur la ligne latérale ; les 2 autres rejetés latéralement, du côté des crêtes dorsale et ventrale, ont leur sommet très aigu dirigé en arrière. Mais la réalité est tout autre et pour concevoir sa forme exacte, il est nécessaire de l'examiner dans son entier et non plus seulement dans son contour ; pour cela, il faut le débarrasser des myomères qui l'encadrent. Quand il en est ainsi, l'attention se trouve tout d'abord attirée par une première particularité : le septum est subdivisé, vers le milieu de sa hauteur, en 2 parties par une membrane qui va de l'axe vertébral, où elle s'insère, à la paroi externe du muscle somatique, dans le voisinage de la ligne latérale. Cette membrane n'est autre chose qu'un septum, auquel on peut, en raison de sa manière d'être habituelle, donner le nom de *septum horizontal*, réservant au premier le nom de *septum transversal*. Tous les septa transversaux, ainsi que les myomères qu'ils limitent, offrent donc une portion supérieure, dorsale ou épiaxiale, et une portion inférieure, ventrale ou hypoaxiale. Ces 2 portions se recourbent en sens contraire à leur limite externe et délimitent ainsi, de concert avec les myomères, un espace naviculaire longitudinal dans lequel se loge le nerf latéral et généralement aussi un muscle strié particulier, fréquemment de couleur rouge et de structure plus primitive que les autres muscles du corps : c'est le muscle rouge des auteurs, ou encore le muscle de la ligne latérale.

Chacune des 2 portions épi-ou hypoaxiale que nous venons de reconnaître se comporte de la même façon, du moins dans la région caudale. Il suffit donc de décrire l'une de ces 2 portions pour être à même de juger de la physionomie de l'ensemble. Je choisis le demi-septum épiaxial que, par abréviation, j'appellerai septum épiaxial ou septum dorsal. Vu par sa face antérieure, ce septum présente une saillie conique considérable, ou plutôt une pyramide que je désignerai sous les noms de pyramide antérieure, interne ou profonde ; son sommet se trouve près de l'axe vertébral, et sa base, oblique et tournée en arrière, a pour limite latéro-dorsale une partie de l'intersection du septum dorsal avec la peau. La face externe de la pyramide se prolonge en arrière au-dessous et au-delà de la limite de cette intersection ; elle contribue à former la paroi d'une cavité conique ou plutôt pyramidale logée entre la pyramide interne et la paroi latérale du muscle somatique. Si l'on examine le même septum par sa face postérieure, on constate qu'il offre également une saillie pyramidale dirigée en arrière, dont le sommet situé à une petite distance de la surface du muscle somatique correspond au fond de la cavité conique observée sur sa face antérieure. Elle correspond, en outre, assez bien à l'angle aigu superficiel que forme l'intersection du septum avec la peau dans la région dorsale du muscle. De même que la pyramide antérieure, cette pyramide, à sommet dirigé en arrière et que je désignerai, pour la distinguer de la première, sous les noms de pyramide postérieure, externe ou superficielle, présente une face interne qui se prolonge en avant, au-delà de sa base, limitée dorsalement par l'intersection du septum et de la peau ; elle contribue à former la paroi interne d'une cavité plus ou moins régulièrement conique qui correspond à la pyramide antérieure. Les 2 pyramides sont donc creuses, et comme elles ont une face commune, on peut les comparer à 2 éteignoirs qui seraient placés, en sens contraire, aux 2 extrémités d'une même lame leur servant de support commun. Ainsi chaque septum épiaxial présente une double saillie ou mieux une double évagination, l'une dirigée en avant, en bas, près du septum horizontal et en dedans, près de la colonne vertébrale ; l'autre dirigée en arrière, en dehors et en haut, près de la paroi latéro-dorsale du muscle somatique. Si au lieu d'examiner un septum épiaxial, on eût examiné un septum hypoaxial, on eût constaté exactement les mêmes particularités ; ce septum présente donc également 2 évaginations, l'une antérieure, l'autre postérieure, disposées plus ou moins symétriquement par rapport à celles du septum épiaxial ; de telle sorte que si l'on envisage dans son ensemble

un septum transversal, il montre, l'une près de l'autre, au niveau de la colonne vertébrale, 2 pyramides à sommet dirigé en avant et placées l'une en dessus, l'autre en dessous du septum horizontal ; sa face postérieure porte également 2 pyramides à sommet dirigé en arrière, mais plus éloignées l'une de l'autre que les précédentes, la première étant plus ou moins voisine de la crête dorsale ; la deuxième de la carène ventrale et en correspondance assez étroite avec les 2 angles aigus, tournés vers la nageoire caudale, que forme la limite du septum à la surface du muscle latéral[1].

Cette disposition se retrouve avec quelques variantes, dans tous les septa de la région épiaxiale et dans tous ceux de la partie caudale de la région hypoaxiale. Et comme il y a concordance assez étroite entre les saillies similaires des divers septa, ces saillies s'emboîtent les unes dans les autres et forment ainsi, pour chacune des 2 régions ci-dessus désignées, 2 séries de cônes emboîtés : les sommets de l'une sont tournés en avant ; ceux de l'autre regardent en arrière. Le muscle latéral présente donc, dans la queue, non pas trois séries de cônes emboîtés, comme le laissait supposer la disposition superficielle en zigzag des septa transversaux, mais quatre en réalité : deux sont intermédiaires et placées de chaque côté de la ligne latérale, l'une en dessus, l'autre en dessous du septum horizontal ; en étroit rapport avec la colonne vertébrale, elles sont profondément enfoncées dans le muscle et n'apparaissent pas au dehors. Deux autres, presque superficielles, correspondent sensiblement aux angles aigus de la ligne en zigzag et sont par conséquent situées : l'une, vers la crête dorsale, l'autre, vers la carène ventrale.

Conformation des Myomères

Et maintenant que nous connaissons la disposition générale des septa, quelle est la conformation des Myomères ? Un myomère, avons-nous dit, est la portion du muscle latéral comprise entre 2 septa consécutifs, sensiblement parallèles. Or, ces septa peuvent être considérés comme les surfaces limitantes d'un corps solide, qui occuperait l'intervalle qui les sépare. Ce corps, qui n'est autre chose qu'un myomère, possède évi-

1. On a pu remarquer ci-dessus que je donne aux saillies du septum transversal le nom de pyramides de préférence à celui de cônes, ordinairement employé ; c'est qu'en effet ces saillies présentent des arêtes à leur surface; mais comme en général, elles sont peu accusées et que les parois des pyramides ont fréquemment l'apparence de surfaces courbes on peut tout aussi bien considérer ces saillies comme des cônes que comme des pyramides. J'emploierai donc désormais l'un ou l'autre de ces 2 termes pour les désigner.

demment la même configuration qu'eux : c'est donc un solide d'épaisseur à peu près constante, ayant la forme d'un quadruple cône creux continu ou plutôt subdivisé en 2 doubles cônes contigus. Chaque double cône présente l'un de ses sommets en avant et l'autre en arrière ; les 2 sommets dirigés en avant occupent la région médiane du muscle somatique ; ils sont placés de chaque côté du septum horizontal, à droite et à gauche de la ligne latérale, tandis que les deux, tournés en arrière, sont séparés l'un de l'autre par un large espace et tendent à se rapprocher l'un, de la crête dorsale, l'autre, de la carène ventrale. Les 2 cônes qui appartiennent à la moitié épiaxiale du muscle somatique possèdent une face commune et sont inséparables ; ceux de la moitié hypoaxiale se comportent de la même façon, l'un par rapport à l'autre ; mais les 2 doubles cônes, épi et hypoaxial correspondants, ne sont unis entre eux que par l'intermédiaire du septum horizontal, et la cuisson permet de les séparer complètement l'un de l'autre.

Les particularités que je viens de décrire ne se rencontrent, je le répète, que dans la portion épiaxiale et dans la région caudale de la portion hypoaxiale du muscle somatique ; la partie abdominale de cette dernière portion ne comporte en général aucune évagination. Chaque demi-septum s'étend pour ainsi dire directement de la ligne latérale à la carène ventrale sous la forme d'un ruban étroit, qui serait arqué de dedans en dehors, légèrement convexe en avant et incliné en arrière. Cette disposition tient évidemment à certaines causes que nous aurons à rechercher plus tard.

Pour compléter ce qui concerne le muscle somatique, il me reste à décrire brièvement le muscle de la ligne latérale ou muscle rouge. Ce muscle n'est constant ni dans sa présence, ni dans sa forme, ni dans sa nuance, ni même dans ses rapports avec le nerf latéral. Il manque, en effet, chez certains poissons ; chez d'autres sa coloration paraît semblable à celle du muscle somatique ; enfin chez ceux où il se montre avec ses caractères propres, il a tantôt une forme très nette, très régulière ; il emplit alors le sillon formé par l'écartement des 2 portions, dorsale et ventrale, du muscle somatique et y reste cantonné, et tantôt il n'occupe qu'une faible partie de ce sillon, le déborde et se répand plus ou moins loin et plus ou moins irrégulièrement à la surface du muscle somatique, au-dessus et au-dessous de la ligne latérale. Il est lui aussi subdivisé, par le prolongement des septa, en segments correspondant à ceux du muscle somatique.

Tel est le plan fondamental de l'arrangement architectonique du muscle somatique chez les Téléostéens ; il est essentiellement caractérisé par un ensemble de particularités dont le tableau ci-dessous présente le résumé :

1° Le muscle somatique est régulièrement subdivisé par des cloisons transversales ou septa en segments ou myomères dont le nombre est le même que celui des vertèbres ;

2° L'insertion profonde de ces cloisons se fait sur le corps de chaque vertèbre et sur les arcs et les apophyses épineuses qu'il porte, arcs et apophyses toujours plus ou moins inclinés en arrière ;

3° Un septum horizontal partage le muscle et les septa transversaux en 2 portions: l'une dorsale ou épiaxiale; l'autre ventrale ou hypoaxiale.

4° Du côté superficiel, chaque septum transversal s'insère sur la peau ; quand celle-ci est enlevée, le bord libre du septum ou Inscription tendineuse, décrit à la surface du muscle, du moins dans la région caudale du corps, une ligne brisée, en zigzag ; l'ensemble de ces zigzags subdivise en apparence le muscle somatique en 3 séries de cônes : une centrale, médiane, et 2 latérales. Les sommets de la série centrale, très obtus, sont dirigés en avant ; ceux des séries latérales, situés dans le voisinage des crêtes dorsale et ventrale, sont tournés en arrière ; les angles qu'ils forment sont d'autant plus aigus qu'ils sont plus rapprochés de la nageoire caudale ;

5° Le muscle est, en réalité, subdivisé en 4 séries de cônes dont 2 ont leurs sommets tournés en avant. Ces cônes sont profonds et invisibles sans dissection ; ils sont symétriquement placés de chaque côté du septum horizontal. Les 2 autres séries sont presque superficielles et leurs sommets, dirigés en arrière, sont également invisibles sans dissection ; ils correspondent assez bien aux angles aigus des lignes en zigzag de la surface musculaire ;

6° Dans la région abdominale, la portion épiaxiale du septum transversal possède seule une double évagination ; la portion hypoaxiale affecte simplement l'apparence d'un ruban étroit, arqué de dedans en dehors, légèrement convexe en avant et penché en arrière ;

7° Enfin, dans la dépression latérale qui existe à la surface du muscle somatique, entre ses 2 moitiés, épi et hypoaxiale, on constate généralement la présence d'un muscle particulier, le muscle rouge, dont la masse est subdivisée, par des septa transversaux, en autant de segments transversaux que la colonne vertébrale compte de pièces.

Chapitre II.

RECHERCHE DES CAUSES DES PARTICULARITÉS DES SEPTA ET DES MYOMÈRES

Quelles sont les causes de ces particularités ? Pourquoi les muscles latéraux sont-ils subdivisés en myomères ? Pourquoi les septa sont-ils, d'une manière générale, inclinés d'avant en arrière ? Pourquoi leur contour externe décrit-il à la surface du muscle des lignes en zigzag et pourquoi leur surface s'évagine-t-elle suivant 2 sens opposés ? A quoi peut servir le septum horizontal ? Quel rôle joue le muscle rouge ? etc. Telles sont les questions que je me propose d'étudier. Elles sont, je crois, intimement liées au mode de contraction du muscle latéral, d'où découlent en outre, des conséquences relatives à la formation et à la disposition des pièces principales du squelette, à la présence des arêtes dans l'épaisseur des cloisons fibreuses et à la mobilité des côtes. Je vais donc essayer, en faisant l'analyse des mouvements des fibres musculaires, de donner une solution à ces diverses questions, ou plutôt, car je n'ai pas la prétention d'élucider complètement le problème dont la complication est très grande, d'esquisser dans une sorte de schéma, le jeu des contractions musculaires et d'en déduire l'influence qu'il exerce sur la forme des myomères et sur la disposition de certaines pièces du squelette. Je dois faire observer que mon argumentation est surtout d'ordre hypothétique, je l'appuierai cependant et le plus souvent possible, sur des mesures et des déductions géométriques tirées de constructions graphiques.

Nécessité de la subdivision du Muscle latéral en segments ou Myomères

Je n'ai pas l'intention de rechercher, à propos de ceci, les causes premières de la métamérie du corps ; mais prenant le poisson tel qu'il est, avec son axe squelettique subdivisé en vertèbres, je vais essayer de montrer que le simple jeu du muscle latéral a suffi pour lui imposer son faciès morphologique. Comme la plupart des particularités, la subdivision du muscle latéral en myomères procède d'une nécessité physiologique. Le rôle essentiel de ce muscle étant de fléchir le corps dans l'acte de la locomotion rapide, il semble à première vue que plusieurs dispositions musculaires auraient pu produire ce résultat; mais à l'examen, on se convainc

facilement qu'il n'en est rien. Le muscle doit fléchir le corps dans certaines conditions que seule la subdivision en myomères permet de réaliser. Toute autre disposition amènerait des perturbations dans l'équilibre qui empêcheraient la propulsion ou modifieraient si profondément la structure architectonique du corps que du même coup disparaîtrait la forme typique du poisson telle que nous la connaissons. Or, il est unanimement reconnu, et les lois de la mécanique ainsi que les résultats de l'expérience confirment cette opinion, que la forme du corps en fuseau avec extrémité antérieure plus grosse et plus arrondie, la région postérieure effilée et aplatie transversalement, est la plus favorable à la locomotion rapide. Le muscle somatique doit donc, par sa structure et par son jeu, respecter cette forme si elle est acquise, l'imposer ou l'affirmer si elle est sous sa dépendance plus ou moins immédiate.

Voyons donc les conceptions que l'esprit se forme de la structure possible du muscle latéral. Quatre dispositions peuvent être envisagées : de chaque côté du corps, il peut exister : 1° un muscle unique dont les fibres s'étendent sans interruption de la tête à l'origine de la nageoire caudale ; 2° une série de petits muscles allant chacun d'une vertèbre à la vertèbre suivante ; 3° un muscle unique, mais dentelé, inséré par sa partie commune sur le crâne et par ses diverses branches ou digitations sur les vertèbres successives ; 4° ou enfin un muscle tel qu'il existe chez les poissons osseux, subdivisé par des cloisons transversales en segments ou myomères.

1° La première hypothèse n'est pas réalisable. Etendu sans interruption de la tête à la nageoire caudale, le muscle, en se contractant imprimerait à l'axe longitudinal une flexion dont la flèche serait d'autant plus grande que la contraction serait plus forte. Je ne sais s'il a été fait des observations spéciales sur le degré de contraction des fibres musculaires striées des Poissons ; mes recherches bibliographiques à ce sujet ont été vaines. Mais je ne crois pas m'écarter trop de la réalité en prenant comme valeur celle que l'on attribue aux fibres musculaires de l'Homme. On estime que chez lui le raccourcissement d'un muscle long atteint, dans une contraction ordinaire, le tiers de sa longueur. S'il en est ainsi pour les Poissons, un muscle latéral mesurant par exemple 12 centimètres serait réduit par la contraction à une longueur de 8 cm., dans ce cas la courbure de l'axe longitudinal serait telle que sa flèche aurait, d'après la construction graphique, approximativement 4 cm. Si l'on trouve que mon évaluation est exagérée, on peut admettre que le muscle ne diminue

que du quart ou même du cinquième de sa longueur, ce qui me paraît être manifestement au-dessous de la vérité ; la flèche de la courbure oscillerait encore autour de 3 cm. ½. Dans ces conditions, le muscle éloigné de l'axe par un intervalle aussi considérable, ne pourrait avoir, sauf à ses 2 extrémités, aucune connexion avec la colonne vertébrale. Celle-ci serait par là même privée de saillies osseuses, l'ossification paraissant être chez les Vertébrés la résultante directe ou indirecte des tractions que les muscles exercent sur leurs surfaces d'insertion. Donc plus d'apophyses épineuses, diminution du diamètre dorso-ventral de l'axe longitudinal et consécutivement de celui du corps.

La subdivision de la colonne en vertèbres n'aurait même plus de raison d'être et serait plutôt nuisible, car la flexion détermine, comme on sait, sur toute l'étendue de la courbure une série de forces centrifuges dont la résultante a son point d'application à l'endroit de la plus grande courbure. Cet endroit serait un point faible où se produirait fatalement une rupture si la contraction du muscle latéral était plus forte ou plus brusque. On peut supposr avec vraisemblance que la colonne articulée serait remplacée par une simple tige élastique qui aurait au moins autant de souplesse et de flexibilité, mais offrirait beaucoup plus de résistance à la rupture.

Que l'axe squelettique reste composé d'articles ou soit remplacé par une simple tige, la peau, qui de sa nature est très élastique et très extensible, ne s'opposerait que faiblement à l'effort que fait le muscle latéral pour conserver, pendant sa contraction, une direction rectiligne. Entre lui et la colonne vertébrale, il existerait donc toujours un large espace que les viscères abdominaux pourraient occuper en tout ou en partie ; de ce fait, il n'y aurait plus à proprement parler de région caudale.

Ce serait donc un bouleversement total de la structure architectonique du type poisson qu'entraînerait cette disposition anatomique : c'est dire qu'elle est irréalisable.

Au point de vue physiologique, les effets en seraient tout aussi déplorables. Le corps déformé par la contraction du muscle latéral aurait son centre de gravité fortement déplacé ; pour trouver son nouvel équilibre, il devrait se pencher dans la direction où se porterait le centre de gravité ; le jeu alternatif des 2 muscles latéraux lui imprimerait donc un mouvement de roulis qui serait préjudiciable à la rapidité de la locomotion.

2° Dans la seconde hypothèse, l'axe du corps, composé de vertèbres,

serait actionné par une série de muscles allant d'une vertèbre à la suivante. Le jeu de ces muscles se rapprocherait assez de celui des segments du muscle somatique, tel qu'il existe chez les poissons osseux ; mais nous allons voir qu'avec cette disposition la forme du corps devrait subir des modifications profondes qui empêcheraient ou gêneraient la locomotion rapide.

Considérons l'un quelconque de ces muscles et supposons qu'il soit seul à se contracter. Dès que la vertèbre sur laquelle s'attache son insertion postérieure commence son mouvement de rotation, il a à lutter : 1° contre la résistance que lui oppose l'allongement des fibres du muscle qui lui est symétriquement opposé, de l'autre côté du corps ; 2° contre le poids non seulement de la vertèbre sur laquelle il agit directement, mais encore de toutes celles qui la suivent ; 3° enfin contre la masse d'eau que le corps, en se courbant, déplace et pousse en avant. Il est évident que les muscles situés en arrière de celui qui a été considéré auront à vaincre une résistance moindre puisque le nombre des vertèbres et le volume d'eau à déplacer seront plus faibles. Et comme la puissance d'un muscle est en rapport avec la résistance contre laquelle il lutte, on peut déduire de ces considérations que les muscles situés vers la région antérieure de la colonne vertébrale seront plus puissants, partant plus développés, que ceux de la région postérieure. L'inégalité de développement des muscles entraîne comme conséquence l'inégalité de développement des surfaces d'insertion ; donc le corps des vertèbres, ou les appendices qu'il porte, doivent être plus développés dans la région antérieure du corps que dans sa région postérieure. D'après cela, un poisson pourvu latéralement de muscles intervertébraux, aurait donc une forme générale assez semblable à celle que nous offrent les poissons tels qu'ils sont organisés ; mais là s'arrêterait la ressemblance, car, en dehors de la similitude de contour, le reste diffèrerait sensiblement. En effet, même dans les conditions les plus favorables, le muscle intervertébral ne pourrait avoir, comme surface d'insertion que le corps de la vertèbre, les arcs vertébraux et les apophyses épineuses qu'il porte, et enfin les saillies qui se développent sur ses parois latérales. Si ces saillies étaient fortement développées, elles pourraient jouer un rôle important dans la configuration du muscle et par contre coup dans celle du corps ; mais nous verrons plus loin que si de telles saillies étaient rigides, c'est-à-dire osseuses ou cartilagineuses, leur présence mettrait obstacle au jeu même des vertèbres ; si, au contraire, elles étaient molles, membraneuses en un mot,

elles ressembleraient aux septa qui divisent le muscle somatique en segments : il serait alors impossible de faire la différence entre un muscle intervertébral et un myomère. Mais si les saillies latérales étaient peu prononcées, elles contribueraient dans une faible mesure il est vrai, à la diminution de l'étendue des autres surfaces d'insertion. Essayons d'évaluer ces surfaces, au moins d'une façon relative.

Supposons un muscle intervertébral ayant à peu près la même importance que celle d'un myomère donné, c'est-à-dire possédant un nombre égal de fibres musculaires de même longueur, de même diamètre et d'égale énergie. Ces fibres, abstraction faite de celles qui s'inséreraient sur les saillies latérales du corps vertébral, formeraient une couche mince de 3 ou 4 assises, peut-être plus, peut-être moins, mais dont l'épaisseur atteindrait à peine 1 ou 2 millimètres ; admettons même 3 millimètres. Les mêmes fibres, dans le myomère, pouvant se grouper en faisceau, pourraient avoir facilement 12 mm. d'épaisseur. La surface couverte par les fibres du muscle intervertébral, en négligeant pour l'instant celles qui pourraient être insérées sur des saillies du corps de la vertèbre, serait donc par rapport à celle du myomère considéré, comme 12 est à 3, c'est-à-dire qu'elle serait 4 fois plus grande. Si poussant l'hypothèse à l'absurde, nous admettons maintenant que le nombre des fibres insérées sur les protubérances vertébrales soit égal à la moitié des fibres du muscle intervertébral, le rapport entre la surface couverte par les fibres de ce muscle et celle que couvre le myomère considéré serait encore égale à $\frac{4}{2}$ ou 2. Or le myomère considéré appartient au Téléostéen qui a principalement servi à mes recherches, la Tanche. L'exemplaire sur lequel j'ai pris mes mesures, avait environ 30 cm. de long, du bout du museau à l'extrémité de la nageoire caudale ; sa hauteur au niveau des pectorales mesurait 8 cm. $^1/_4$, nageoires impaires non comprises, et le muscle latéral, au même niveau, avait 12 mm. d'épaisseur. Un poisson de même longueur que la tanche, mais pourvu de muscles intervertébraux devrait donc avoir une hauteur au moins 2 fois plus grande que celle de la tanche, soit 2 fois 8 cm. $^1/_4$, ou 16 cm. $^1/_2$, c'est-à-dire plus de la moitié de la longueur totale du corps. Cette proportion est égale à celle que nous offre le corps de l'Orthagoriscus mola et supérieure à celle du Turbot. J'avais donc raison de dire qu'avec des muscles intervertébraux le corps subirait de profondes modifications de forme.

Mais en réalité ces modifications seraient beaucoup plus importantes

que ne l'indique le résultat ci-dessus, car mes hypothèses ont été grandement exagérées en faveur du muscle latéral.

Quoi qu'il en soit, la Môle et le Turbot auraient encore sur ce poisson hypothétique un avantage énorme : c'est que leur corps, au voisinage des crêtes dorsale et ventrale, est épais et résistant, tandis que le sien, très mince sur une grande hauteur serait flexible et vraisemblablement incapable de résister à la poussée réactionnelle de l'eau ; de plus, sa faiblesse ne pourrait offrir aux nageoires impaires l'appui solide dont elles ont besoin pour leur fonctionnement. Dans ces conditions la progression par contraction alternative des muscles latéraux intervertébraux serait impossible.

La seconde hypothèse paraît donc, elle aussi, irréalisable.

La troisième se ramène à la première. En effet, sans rechercher les modifications qu'un muscle dentelé apporterait à la conformation de la région antérieure du corps, il suffit de faire remarquer que la dernière digitation, celle qui s'étendrait de la tête à la nageoire caudale, agirait exactement comme le muscle simple de la première hypothèse.

Reste la 4e et dernière hypothèse dans laquelle le muscle est subdivisé en myomères par des cloisons aponévrotiques. Il est évident que cette disposition qui se rencontre chez la plupart des Poissons, convient parfaitement au rôle assigné au muscle latéral, ou sans cela elle serait remplacée par une autre plus avantageuse. Cette considération suffirait à légitimer cette disposition ; néanmoins il n'est peut-être pas inutile d'en énumérer les avantages :

1° Quand un des muscles latéraux se contracte, chacun des myomères reste accolé à l'axe vertébral. La peau qui adhère extérieurement aux myomères n'a plus de raisons de s'écarter de cet axe et conserve pendant la contraction les rapports qu'elle avait lorsque le muscle était au repos. Il n'y a donc rien de changé dans la forme générale du corps si ce n'est la courbure que lui imprime le muscle contracté ; mais le centre de gravité est à peine déplacé et le corps garde toujours son équilibre. L'adhérence des myomères à la colonne vertébrale empêche la cavité abdominale de dépasser ses limites naturelles et le corps se trouve ainsi subdivisé en 2 régions très distinctes : l'antérieure ou abdominale et la postérieure ou caudale.

2° On peut, au point de vue fonctionnel, considérer les myomères comme des muscles intervertébraux. Chacun d'eux prend un développement en rapport avec le travail qu'il fournit. Or plus un myomère est

éloigné de l'extrémité caudale, plus la résistance qu'il éprouve est considérable puisqu'elle est déterminée par la longueur de la région du corps qu'il doit mettre en mouvement. La puissance et le développement des myomères augmentent donc quand on va de la nageoire caudale vers la tête, comme ce serait le cas pour des muscles intervertébraux. Mais ici, grâce à la présence des septa transversaux qui donnent aux fibres des myomères la possibilité de s'insérer dans le sens de la largeur du corps aussi bien que dans le sens de la hauteur, il s'établit une sorte d'harmonie dans la distribution des fibres du myomère qui imprime au corps, en arrière de la tête, une forme conique fondamentale plus ou moins modifiée par une compression latérale. En raison de leur régime, de leur habitat, de leurs mœurs etc., tous les poissons n'ont pas besoin de se déplacer avec la même rapidité ; sous l'influence de ces causes secondaires, la distribution des fibres musculaires se fait tantôt dans le sens de la largeur du corps, tantôt dans le sens de la hauteur, donnant naissance à 2 types extrêmes : l'un voisin du cylindre, comme l'Anguille ; l'autre plat et ovalaire, comme les Pleuronectes.

Ainsi, grâce à la présence de leurs cloisons transversales, les muscles latéraux peuvent prendre des dispositions très variées, d'où découle, au moins en partie, la forme même du corps. C'est un point de vue que j'exposerai plus loin

Inclinaison des septa d'avant en arrière et Inscriptions tendineuses en zigzag

La disposition des Inscriptions tendineuses à la surface de la queue d'un poisson donne l'impression que les septa sont inclinés d'avant en arrière ; la dissection d'un fragment du muscle somatique en établit l'évidence. Pourquoi cette disposition ? Est-elle le résultat de la contraction musculaire ? Dans ce cas, la disposition contraire semblerait plus logique, car le muscle en se contractant, rapproche la queue de la tête, ramène, par là même, en avant, toutes ses parties superficielles et par conséquent, les Inscriptions tendineuses. Les septa, au moment de la contraction, devraient donc être penchés d'arrière en avant, et comme ils sont soumis à des tractions répétées, on pourrait peut-être trouver dans ce fait la raison de leur disposition spéciale à l'état de repos du muscle. Mais puisque leur inclinaison est précisément opposée à celle qu'ils devraient avoir, c'est qu'il intervient une autre cause que celle qui vient d'être examinée. Cherchons-la.

On sait que les muscles somatiques se contractent non pas simultanément, mais alternativement. Quand l'un d'eux entre en activité, l'autre devient inerte ; il est passif. Le premier en se contractant raccourcit ses fibres ; le second, par un phénomène inverse les voit s'allonger. En effet, supposons que les septa soient rigides et perpendiculaires à l'axe des vertèbres sur lesquelles ils sont fixés. Quand un myomère se contracte, il fait décrire latéralement à celle des 2 vertèbres qu'il actionne un certain angle grâce auquel les 2 vertèbres se placent en chevron, l'ouverture de celui-ci étant tournée vers ce myomère. Les 2 septa qui limitent ce dernier deviennent convergents et les fibres qui s'insèrent sur eux sont par conséquent d'autant plus courtes qu'elles sont plus éloignées de l'axe vertébral. Du côté opposé du corps, c'est-à-dire du côté de l'angle du chevron, les 2 septa correspondants deviennent au contraire divergents et les fibres qui s'insèrent sur eux voient leurs points d'insertion s'écarter d'autant plus qu'elles s'éloignent elles-mêmes davantage de l'axe vertébral. Donc, elles s'allongent. L'allongement est encore augmenté par le jeu même des vertèbres. En effet, 2 vertèbres consécutives ont, au repos, leurs surfaces articulaires séparées par un étroit intervalle ; quand, sous l'action d'un myomère actif, elles se disposent en chevron, les bords latéraux de ces surfaces se rapprochent du côté concave ; ils s'écartent du côté convexe du chevron et augmentent d'autant l'intervalle qui sépare les 2 insertions des fibres musculaires du myomère passif.

Ainsi, pendant que les fibres d'un myomère actif se contractent, celles du myomère passif correspondant s'allongent, et comme, dans les 2 cas, ces fibres s'insèrent sur les septa qui les limitent, leur action s'exerce directement sur l'un de ces septa. Dans le cas du myomère actif, la tête du poisson pouvant être considérée comme le point fixe du muscle latéral et la queue comme le point mobile, c'est le septum postérieur qui est tiré d'*arrière en avant ;* dans le cas du myomère passif, situé du côté angulaire du chevron, c'est le septum antérieur qui est tiré d'*avant en arrière.* Quand le muscle passif devient actif à son tour les mêmes faits se reproduisent, mais naturellement en sens inverse. En résumé, chaque septum est tiré alternativement en avant et en arrière. Si la traction en arrière était la plus forte, on pourrait supposer avec quelque vraisemblance que c'est à cette circonstance que les septa doivent leur inclinaison permanente d'avant en arrière. Nous allons voir que ce n'est pas encore là la véritable cause.

Une fibre musculaire ne s'allonge que sous l'action d'une force qui

tire sur elle ; la résistance qu'elle offre à la traction fait naître en elle une seconde force, antagoniste de la première, c'est la force d'élasticité de traction. Ici la force qui agit sur les fibres musculaires passives provient de la contraction des fibres actives, contraction dont le résultat apparent est la flexion de la queue ; c'est donc la queue qui, en s'infléchissant, paraît tirer les fibres musculaires passives d'avant en arrière et qui détermine l'apparition de la force d'élasticité de traction. Supposons celle-ci de valeur égale à c. La force qui résulte de la contraction des fibres musculaires actives d'un myomère donné doit vaincre : 1° le poids des myomères suivants, que je suppose égal à a ; 2° le poids de la masse d'eau que la queue doit déplacer dans son mouvement de flexion ; soit b sa valeur ; 3° enfin, la force d'élasticité de traction que lui oppose l'allongement des fibres musculaires du myomère passif correspondant et qui vaut c. La résistance à vaincre est donc égale à $a + b + c$, force qui s'exerce tout entière, d'arrière en avant, sur le septum limitant postérieur du myomère actif. Les fibres du myomère passif correspondant sont sollicitées d'avant en arrière par une force égale, $a + b + c$; mais comme l'un des éléments de cette force, c, agit d'arrière en avant, le septum limitant antérieur n'est en réalité tiré en arrière que par une force égale à $a + b + c - c$, c'est-à-dire par une force $a + b$ inférieure à celle qui sollicite en avant le septum limitant postérieur du myomère actif. Je ne tiens pas compte de la petite différence qui existe entre les 2 forces qui tirent d'avant en arrière, l'une sur le septum antérieur, l'autre sur le septum postérieur du myomère passif ; cette différence ne peut pas modifier, d'une manière sensible, la valeur $a + b$ reconnue à la force qui s'exerce sur le premier de ces septa ; on peut donc l'attribuer également au second qui correspond directement au septum considéré du muscle actif.

Ainsi donc, la traction qui s'exerce d'*avant en arrière* sur les cloisons aponévrotiques est plus faible que celle qui agit sur elles d'*arrière en avant ;* ce n'est pas par conséquent la flexion de la queue qui peut imprimer à ces cloisons l'inclinaison antéro-postérieure qu'elles présentent.

Est-il possible de faire intervenir d'autres facteurs ? C'est ce que je vais examiner.

La plupart des auteurs qui ont eu à traiter des Poissons ou qui ont étudié leur mode de locomotion ne se sont pas préoccupés de rechercher les causes de l'inclinaison des septa ; ils se sont contentés d'indiquer cette particularité sans plus. Le Dr P. C. Amans (1888) a cependant effleuré

la question. Dans l'analyse détaillée qu'il donne de son type Scyllium, après avoir rappelé la disposition des *muscles latéraux* d'après la description de Gegenbaur (**1874**) et les dessins de J. Müller, il se demande : Quelles sont les vraies directions des fibres musculaires, leurs points d'insertion et *les raisons mécaniques des inscriptions tendineuses* ? (Ces mots ne sont pas en italiques dans le Mémoire.)

Puis dans le paragraphe suivant, il établit la charpente de la partie postérieure du Scyllium, qui forme, dit-il, en arrière du maître-couple, une sorte de cône lenticulaire ; la dernière portion de cette charpente est représentée par le système de cloisons transversales, sortes de parallèles du cône.

« Les cloisons transversales, dit-il, forment des surfaces courbes, « sinueuses, à la façon du contour de front[1]. Ce sont elles qui, à la péri- « phérie, figurent les Inscriptions tendineuses en forme de Σ ; les branches « médianes du Σ convergent vers la tête, de même la supérieure avec « sa symétrique, et l'inférieure avec sa symétrique, pendant que les « sommets intermédiaires sont tournés en arrière. »

« La forme des Σ varie chez les Poissons ; mais un fait constant, c'est « la convexité en avant des branches médianes. C'est là une fatalité « géométrique, un cas particulier du raccordement ou plissement des « solides ».

« Ainsi un plan se plisse suivant une droite, un cylindre circulaire « suivant une ellipse, un cône suivant une courbe à convexité tournée « vers la base (comme les Inscriptions tendineuses) une surface courbe « suivant une ligne sinueuse (*sic* sinussoïde de l'aile d'une cigale). Si donc « on voulait faciliter la flexion ou la courbure d'un de ces corps, il faudrait « au préalable y placer des centres de flexion, des septa conformes à ces « lignes de plissements. »

« La région postérieure du corps des Poissons est une sorte de cône « destiné à glisser de haut en bas et surtout de droite à gauche ; la forme « des cloisons transversales est en rapport intime avec la forme du cône « et le sens des plissements. On est nettement frappé de ce rapport en « observant les lignes de rupture ou de flexion de surfaces planes, cylin- « driques, coniques, etc. »

Comme on le voit par ces extraits, l'auteur n'a pas abordé à propre-

1. Il appelle *front* la courbe de contact du cylindre tangent à l'ovoïde parallèlement au grand axe ; et par *ovoïde* il entend la forme ovoïde, allongée d'avant en arrière, qui est commune à presque tous les animaux aquatiques.

ment parler la question de l'inclinaison des septa ; cela n'entrait pas dans le cadre de ses recherches ; mais il la côtoie pour ainsi dire par ses remarques sur la forme des cloisons transversales, la disposition et l'orientation des Inscriptions tendineuses. Il existe en effet un rapport intime entre ces faits et l'inclinaison des septa et c'est pour cela que je m'occupe de ce travail.

Les cloisons transversales sont, dit-il, des surfaces courbes sinueuses, et les surfaces courbes se plissent suivant une ligne sinueuse qui, chez les poissons, est représentée par les Inscriptions tendineuses. Ces inscriptions n'étant autre chose que les intersections des cloisons transversales avec la surface latérale du corps, on peut se figurer ces cloisons sous la forme d'une sorte de paravent à 4 feuillets dont la charnière moyenne est tournée vers la tête et les 2 autres dirigées vers la queue. Or si l'on étudie ces cloisons directement, on constate que vers leur région médiane leur allure n'a pas la régularité que laissait entrevoir la forme en zigzag de leurs Inscriptions tendineuses. Cette disposition médiane peut cependant être schématisée et ramenée à celle d'un paravent à 6 feuillets dont 2 charnières seraient tournées en avant et les 3 autres en arrière. Pour comprendre cette disposition, il suffit de supposer que dans le 1er paravent A B C D E, fig. II. la charnière médiane C au voisinage du septum horizontal a été refoulée et ramenée en arrière en même temps qu'une partie des faces du dièdre, dont elle était l'arête, se repliait partiellement pour constituer les faces des 3 dièdres secondaires, H, C', H', le médian C' ouvert en avant, les 2 autres ouverts en arrière.

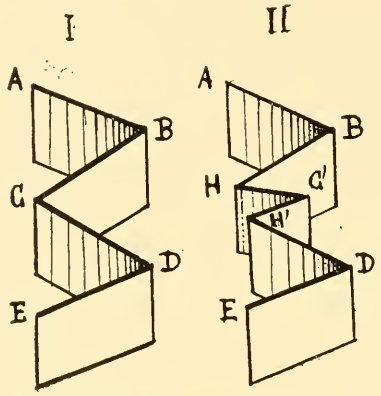


FIG. II. Paravents schématiques destinés à montrer la disposition des myomères : I — disposition apparente ; II — disposition réelle.

Or pourquoi le plissement n'est-il pas, dans la région médiane, semblable à celui de la région périphérique ? On pourrait supposer que c'est à cause de la présence du septum horizontal qui correspond précisément à l'angle C du dièdre médian primaire du 1er paravent et à l'angle C' du dièdre médian secondaire du 2e paravent, car les septa transversaux sont soudés au septum horizontal et ne peuvent pas par conséquent se plisser là comme dans le reste de leur étendue. Mais comme le plissement

est déterminé par l'aplatissement transversal du corps, le septum horizontal devrait, lui aussi,, subir les effets de cet aplatissement et il ne porte nulle part trace de plissement.

D'un autre côté, le corps du poisson ayant, d'après le Dr Amans (**1888**) la forme d'un cône, et le cône se plissant suivant une courbe à *convexité tournée vers la base*, on doit déduire de là que le septum transversal, en se plissant, doit s'incliner d'*arrière en avant*, c'est-à-dire à l'opposé de ce que l'on constate par l'examen direct.

La théorie du raccordement ou plissement des solides de cet auteur ne donne donc pas l'explication des raisons mécaniques des Inscriptions tendineuses, et la disposition et l'orientation de celles-ci, sous forme de Σ, ne sont pas par conséquent le résultat d'une simple fatalité géométrique.

Dans une courte note, Weyher (**1905**) constatait que le corps du brochet, animal de proie, était parfaitement conditionné pour se déplacer avec une grande vitesse. Pour cela, dit-il, la nature lui a donné des formes bien plus effilées à l'arrière qu'à l'avant, et de plus elle l'a doté de cette inversion de la tête par rapport à la queue qui contribue largement à sa rapidité de progression.

Cette comparaison du corps du brochet à une veine inversée liquide a été reprise par Fr. Houssay (**1905**) qui s'en est servi pour édifier une théorie sur la genèse des formes aquatiques animales. J'emprunte au Dr Amans (**1906**) le résumé de cette théorie : 1° un animal qui est plat horizontalement en avant doit être plat verticalement en arrière et inversement ; 2° c'est un phénomène comparable à l'inversion d'une veine liquide ; 3° la résistance du liquide détermine une alternance de position des nageoires dorsale et anale, de manière à avoir un courant spiral.

Pour confirmer ces vues, l'auteur s'est livré à de nombreuses et curieuses expériences; il a fait connaître, dans plusieurs publications et en particulier dans les Notes et Revue (**1908**) des Archives de Zoologie expérimentale, quelques-uns des résultats qu'il a ainsi obtenus. Il les attribue à la résistance du milieu et à la plasticité du corps de l'animal.

Je n'aurais pas parlé, du moins actuellement, de cette théorie si un passage de la note préliminaire (**1908**) n'avait un rapport indirect avec la question que je traite. L'auteur compare, en effet, la forme d'un poisson à celle d'un ovoïde de révolution très allongé dont le maître-couple, voisin du gros bout de l'ovoïde, est perpendiculaire à l'axe longitudinal de l'objet. En lui faisant subir la taille biplanaire de manière que l'aplatis-

sement horizontal soit antérieur et le vertical postérieur, il montre que le maître-couple se transforme en une courbe gauche qui est *repoussée vers l'arrière dans le plan médian et en avant sur les côtés.* La nouvelle courbe se projette sur l'ovoïde sous la forme d'un chevron dont l'angle est dirigé en avant. Or, ajoute-t-il, on perçoit tout de suite un rapport entre la forme type du maître-couple et la disposition chevronnée des Myotomes.

On peut conclure de là que si la forme type du maître-couple est le produit de la résistance de l'eau, c'est également à la même cause, bien que l'auteur ne le dise pas expressément, qu'est due la disposition chevronnée des Myotomes, et par suite celles des cloisons transversales. Or, d'après sa description, la partie du maître-couple qui touche au plan médian dorso-ventral se trouve *repoussée en arrière ;* les parties latérales de ce maître-couple sont donc ramenées ou maintenues en *avant* et chaque moitié du plan du maître-couple se trouve, de chaque côté du corps, couché d'*arrière en avant* et de dedans en dehors.

Cette théorie impose par conséquent au plan du maître-couple et à ceux des cloisons transversales une inclinaison opposée à celle qu'ils présentent réellement.

Dans le travail complet que cet auteur a fait paraître récemment (1912) sous le titre : *Forme, Puissance et Stabilité des Poissons,* et qui résume la substance des Notes publiées par lui sur le même sujet, il dit à la page 267 : « Les métamères myotomiques dont nous avons vu le « déterminisme doivent être conçus comme typiquement transversaux « en des tranches rigoureusement perpendiculaires à l'axe du corps. « Ils sont tels, en effet, quand ils débutent dans les embryons...

« L'inversion générale du corps retentit d'une façon plus nette « encore sur la disposition des myotomes. Nous avons montré que la « forme du maître-couple est la conséquence de cette inversion. Celui-ci « au surplus représente la place de la pression maxima sur le corps « et, par le refoulement en arrière de son contour dorsal et de son con- « tour ventral, il traduit en quelque chose la direction des plus fortes « pressions. Notons maintenant que les myotomes aussi manifestent « un semblable refoulement dorsal et ventral. C'est la disposition même « qu'en anatomie descriptive on connaît comme *chevronnement des* « *myotomes* (A. fig. 99).

« Telle est en effet la forme simple qu'ils affectent chez les êtres « peu rapides, par suite peu résistants (embryons, têtards de Batra-

« ciens). Pour les poissons, en raison de la vitesse plus rapide et des « pressions plus fortes, un changement s'opère. Remarquons d'abord que « les myotomes sont maintenus par les lames de mésenchyme qui se sont « intercalées entre eux. Ce sont : 1° des lames transversales, *myocomes*, « refoulées par la pression normalement à leur surface et qui cèdent ; « 2° deux lignes longitudinales, l'une dorsale, l'autre ventrale, que la « pression fait travailler par traction dans le sens de leur longueur et qui « ne cèdent pas ou cèdent peu. Il en résulte que les myotomes refoulés « vers le dos et vers le ventre, mais maintenus par leurs extrémités « dorsale et ventrale prennent nécessairement la forme B (fig. 99). C'est « celle que l'on rencontre avec une très grande généralité et sauf petites « exceptions de détail. Les petites exceptions sont même du plus haut « intérêt en précisant bien que c'est la forme du maître-couple, indice « exact des pressions de rencontre, qui détermine en toutes ses flexions « la forme du myotome C (fig. 99), par exemple chez les Trigles. »

Il se dégage de ce qui précède que c'est grâce à l'inversion du corps que les myotomes, qui à l'origine étaient « typiquement transversaux « suivant des tranches rigoureusement perpendiculaires à l'axe du corps », prennent la disposition en chevron par suite de la pression de l'eau plus forte dans les régions dorsale et ventrale que dans la région médiane. Si cette pression suffit à la rigueur à expliquer la disposition de l'Inscription tendineuse formant le *bord externe* des *myocomes*, elle n'est plus suffisante pour rendre compte de la disposition *véritable* des myotomes, dont la face antérieure, si elle était sectionnée par des plans transversaux menés parallèlement à ce bord externe, donnerait une série de courbes toutes différentes entre elles et différentes par conséquent de celle de l'Inscription tendineuse correspondante. Puisqu'il n'y a pas concordance entre ces diverses intersections, il est évident que, si c'est la pression de l'eau qui modèle le myotome, cette pression varie avec les différentes régions de ce dernier. Et il paraît logique d'admettre que la pression va en décroissant de dehors en dedans, sa plus grande intensité coïncidant avec le point du corps où elle exerce directement son action. Ainsi donc c'est la partie externe du myotome qui subit la plus forte pression ; c'est elle qui doit être repoussée le plus loin en arrière. Dans son ensemble, la face antérieure du myotome, ou, ce qui revient au même, le *myocome* limitant qui la recouvre doit donc être incliné d'avant en arrière et de dedans en dehors. C'est bien, en effet, ce que l'on constate ; mais l'inclinaison n'est pas uniforme et chaque *myocome* présente dans sa

région interne 2 points, les 2 sommets des cônes antérieurs, qui, quoique moins profondément situés que son bord interne, font cependant beaucoup plus saillie en avant que lui. De même, dans sa région externe, 2 autres points du même *myocome*, les 2 sommets des cônes postérieurs, sont, quoique moins superficiels, reportés un peu plus loin en arrière que son bord externe.

Il est impossible d'expliquer cette bizarrerie par le simple effet de la pression de l'eau sur le myotome.

Aucune des hypothèses envisagées jusqu'ici n'ayant pu me donner une explication suffisante de la disposition véritable des *myocomes* ou, comme je les appellerai désormais, des *septa transversaux*, je me suis demandé si la cause n'en était pas simplement dans le mode de contraction des muscles somatiques et je me suis trouvé ainsi amené à essayer de faire l'analyse *détaillée* de leur physiologie.

Chapitre III

TERMINOLOGIE

Mais pour mieux préciser les rapports qu'ils ont avec les organes voisins, je commencerai par rappeler brièvement les principales phases de leur développement et par expliquer la raison pour laquelle j'emploie certains termes de préférence à d'autres également usités : j'adopte la terminologie employée par Hans Gadow et miss Abbot (1896).

De chaque côté de la Corde dorsale nouvellement formée, il apparaît des masses mésodermiques continues, plaques ou masses latérales, qui se subdivisent bientôt transversalement en une série de pièces segmentaires appelées Protovertèbres. De leur face interne se détachent des cellules qui entourent ou pénètrent la gaîne de la Corde en formant de chaque côté 2 amas plus ou moins accusés que Hans Gadow et miss Abbot nomment Sclérotomes. L'ensemble des Sclérotomes constitue la couche squelettogène. Celle-ci entoure la gaine de la Corde, la moelle épinière, et, dans la queue, les principaux vaisseaux sanguins ; de plus, elle s'étend vers la périphérie du corps sous la forme de Cloisons ou septa intermusculaires. Ce qui reste de chaque protovertèbre, après que les cellules squelettogènes s'en sont séparées pour produire les sclérotomes, forme ce que les mêmes auteurs appellent un Myotome. Dans le cours

de l'évolution, un Myotome se différencie en une partie externe, peau, et une partie interne, Myomère ; les 2 sclérotomes, l'un dorsal, l'autre ventral, qui, dans la pensée de BALFOUR (1878) sont, au moins chez les Elasmobranches, les ébauches des futurs arcs hémaux et neuraux, se combinent pour constituer un Scléromère, c'est-à-dire un segment du tronc squelettique, ou autrement dit une Vertèbre[1]. L'ensemble des Scléromères forme la colonne vertébrale membraneuse qui par l'apparition dans son épaisseur, de pièces dures, devient ensuite cartilagineuse, puis osseuse.

En résumé, les produits mésodermiques disposés segmentairement, sauf les Néphrotomes et les Gonotomes, se subdivisent ainsi :

Chaque Protovertèbre en	un Myotome qui produit	la *peau* en dehors, un *myomère* en dedans ;
	2 Sclérotomes qui par leur combinaison produisent autour de la Corde	un *Scléromère* en dedans, et, en dehors, une *cloison transversale* intermusculaire.

Les Sclérotomes qui s'unissent pour constituer un Scléromère appartiennent à 2 Protovertèbres consécutives, de telle sorte que les limites des Scléromères ne correspondent pas à celles des Myotomes ; la cloison fibreuse intermusculaire qui sépare 2 Myotomes s'insère donc sur la surface du scléromère suivant une ligne, d'ailleurs variable, comprise entre les 2 extrémités de celui-ci. Cette cloison intermusculaire ou septum est, à l'origine *perpendiculaire* à la Corde dorsale. C'est sur cette particularité que je m'appuierai pour commencer l'étude de la contraction du muscle somatique.

MODE DE CONTRACTION DES MUSCLES SOMATIQUES

Je rappelle que le muscle somatique est subdivisé par un septum horizontal en 2 moitiés, l'une dorsale ou épiaxiale, l'autre ventrale ou hypoaxiale. Or en examinant la structure des myomères de ces 2 régions et surtout en observant avec attention les mouvements d'un poisson dans l'eau, on constate que les 2 moitiés du muscle somatique peuvent agir indépendamment l'une de l'autre. Comme mon but n'est pas de rechercher les lois de la locomotion ou du mode de progression qui ont été

1) HANS GADOW et miss ABBOT attribuent aux terminaisons *tome* et *mère* les significations suivantes : la terminaison *tome* indique la condition primitive plus ancienne, moins différenciée ; la terminaison *mère* signifie la condition finale ou produit.

d'ailleurs spécialement étudiées par plusieurs auteurs, et en particulier par J. A. Borelli (1685), T. J. Barthez (1798), Pettigrew (1875) et H. Strasser (1882), mais exclusivement le *mécanisme* de la contraction du muscle somatique, il me paraît préférable de ne m'adresser, pour mon étude, qu'à l'une des moitiés de ce muscle ; je choisis la moitié dorsale ou épiaxiale, qui s'étend sur toute la longueur du corps, depuis la tête jusqu'à la nageoire caudale.

De plus, les poissons actuels, héritiers des particularités avantageuses acquises par leurs ancêtres au cours du développement phylogénique, présentent à l'état adulte une complication de structure défavorable à l'analyse des mouvements de leurs muscles latéraux ; aussi je m'adresse à un poisson idéal, souche, si l'on veut, de cette classe d'animaux, qui possède encore les caractères simples et primitifs que le développement ontogénique laisse entrevoir pendant un laps de temps très court. Ce poisson a encore ses septa plans et perpendiculaires à l'axe longitudinal des vertèbres sur lesquelles ils s'insèrent ; j'admets, en outre, comme hypothèse provisoire, qu'ils sont rigides, inextensibles et restent, dans leurs déplacements, perpendiculaires à leurs vertèbres respectives.

Inégal raccourcissement des fibres des myomères

Ceci posé, menons à travers la moitié épiaxiale des muscles somatiques un plan horizontal perpendiculaire au plan médian dorso-ventral du poisson et considérons, dans ce plan, la section d'un myomère quelconque placé du côté gauche du corps (fig. III). V^1 et V^2 représentent les sections de 2 vertèbres consécutives, la première étant la plus voisine de la tête. A ces 2 vertèbres correspond un myomère CBIK limité en avant par le septum CI, antérieur, et en arrière par le septum BK, postérieur. Les droites CB, EH, IK etc., sont des fibres musculaires du myomère comprises dans la section du plan horizontal considéré.

Les 2 septa CI et BK étant, par hypothèse, perpendiculaires à l'axe vertébral, les fibres musculaires CB, EH, IK, qui sont très sensiblement parallèles à cet axe et de même diamètre sont d'égale longueur. Il est permis de supposer que dans ces conditions leur puissance de contraction est identique, c'est-à-dire qu'elles doivent se raccourcir d'une égale longueur lorsqu'elles produisent la même quantité de travail. De plus, l'action qu'elles exercent sur les 2 septa qui les limitent n'est pas tout à fait la même et demande à être précisée. Lorsque l'un des muscles soma-

tiques se contracte, le corps décrit de ce côté une courbure plus ou moins accusée, déterminée par la rotation des vertèbres les unes sur les autres ; mais le mouvement n'est pas instantané, comme on peut s'en rendre compte en observant les ondulations d'un poisson au corps allongé, tel qu'un squale. On peut déduire de là, pour les poissons à corps plus court, que la contraction des différents myomères de ce muscle n'est pas simultanée et que, par exemple, celle du 1er myomère précède un peu celle du second; celle de celui-ci, un peu celle du 3e et ainsi de suite. Le septum antérieur d'un myomère, de même que la vertèbre sur laquelle il s'insère, est donc pour ainsi dire déjà immobilisé par la contraction du myomère précédent quand le myomère suivant entre à son tour en activité. Les 2 septa limitants d'un myomère peuvent donc être distingués l'un de l'autre par leur état physiologique au moment de l'entrée en action de ce myomère ; l'antérieur est *fixe* et sert de point d'appui solide aux fibres qui se contractent ; le postérieur sollicité par ces *fibres* cède à leur traction et est *mobile* grâce à la mobilité de la vertèbre correspondante. Je les désignerai souvent par les expressions qui indiquent leur état.

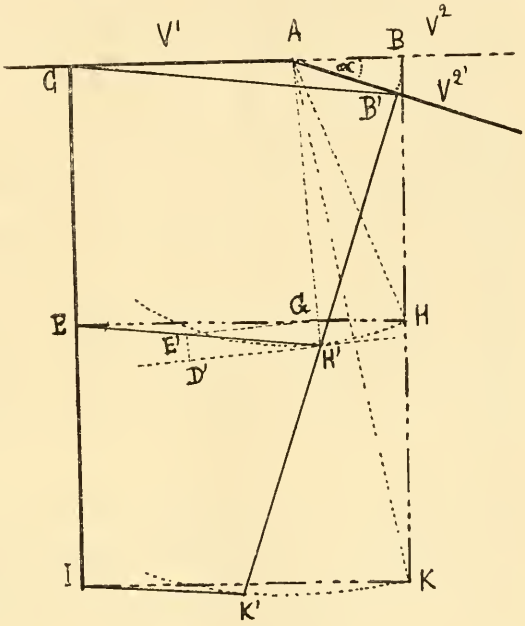


Fig. III.

Revenons à l'examen des fibres musculaires contenues dans le plan CBIK de la figure III. Toutes ces fibres étant semblables et semblablement placées doivent agir de la même façon ; il suffit donc d'en examiner une pour savoir comment se comportent toutes les autres. Soit donc la fibre EH. Quand elle se contracte, elle se raccourcit et tend à amener son point H, mobile, comme il vient d'être dit, vers son point E qui est fixe. Mais le point H appartient à la droite BK qui, par hypothèse, demeure rigide et perpendiculaire à la vertèbre V^2, laquelle est mobile en A. Quand le point H se déplace, il entraîne donc dans son mouvement la

droite BK, et, avec celle-ci, la vertèbre V^2. Supposons le point A et le point H unis par la droite AH, nous pourrons considérer le système rigide ABH comme un levier du 2e genre de longueur égale à AH, dans lequel le point d'appui serait A ; la puissance, une force *f*, née de la contraction de la fibre EH et dont le point d'application serait en H ; la résistance, le poids des fibres musculaires contenues dans le plan horizontal du myomère considéré et de tous les myomères suivants, plus celui de la tranche d'eau mise en mouvement par ce plan. Le point H sollicité par la force *f* décrira donc un arc de cercle HH' ayant le point A comme centre et la longueur du levier AH comme rayon. La vertèbre V^2, invariablement liée au système ABH, le suivra dans son déplacement et formera avec sa position primitive un angle α dont l'amplitude sera déterminée par l'importance de la contraction de la fibre EH. Les autres fibres du plan CB, IK, se comporteront de la même façon, et leurs points mobiles B et K, solidaires du point H, puisqu'ils appartiennent tous à la même droite rigide BK, décriront, comme ce dernier, des arcs BB', KK', de valeur α. Ils seront donc encore situés sur la même droite B'K'. Mais la droite BK était parallèle à CI ; comme ses différents points B, H, K, ont été inégalement attirés vers cette dernière droite, elle cesse de lui être parallèle et prend une position B'K' convergente par rapport à CI.

Cette disposition suggère quelques observations que je veux présenter avant de poursuivre l'étude de la contraction du muscle latéral.

Tout d'abord, l'examen de la figure III montre que les diverses fibres musculaires du plan se raccourcissent inégalement, le raccourcissement étant d'autant plus grand que la fibre est plus superficielle : ainsi IK' est beaucoup plus courte que CB'. Cette particularité tient, en grande partie, à ce que les fibres étant solidaires des 2 droites CI et BK voient leur longueur subordonnée à la position de ces droites, du moins dans l'hypothèse de rigidité et de perpendicularité des septa où nous nous plaçons. En effet, les fibres musculaires ayant sensiblement même longueur et même diamètre, et de plus recevant même excitation nerveuse, devraient, si elles étaient libres de se contracter à leur aise, se raccourcir d'une même quantité ; mais la convergence des 2 droites CI et BK sur lesquelles sont insérées leurs extrémités limite le raccourcissement chez les unes et peut l'exagérer chez les autres : ainsi quand la vertèbre V^2, cédant à la traction des fibres du myomère CIBK tourne latéralement, son point B, ou mieux le point B du septum BK, ne peut se déplacer

que faiblement ; dans ces conditions le raccourcissement de la fibre CB est peu accusé ; mais le point K du même septum peut au contraire parcourir un assez long trajet et se placer en un point I' tel que la distance IK' soit plus petite que ne le serait la fibre IK si elle se contractait librement.

Je reviendrai un peu plus loin sur ce point qui présente un grand intérêt pour la question que je traite.

Intensité de traction variable avec la position des fibres

Comme je viens de l'indiquer ci-dessus, bien que les fibres musculaires situées dans le même plan se raccourcissent inégalement, les forces qui naissent de leur contraction n'en sont pas moins égales. Et cependant cette égalité de force n'implique pas nécessairement une égalité d'action : l'intensité de la force varie en effet, avec la position de la fibre. Reprenons la fibre EH de la figure III. Le point H appartient à la fois au rayon AH et à la fibre EH ; quand celle-ci se contracte, elle tend à entraîner le point H dans la direction HE ; mais le point H lié invariablement au point A par une droite rigide décrit de ce point un arc de cercle HH'. La position de la fibre EH pendant sa contraction change donc à chaque instant. Examinons l'intensité de la force qui tire le point H pour une position donnée. Soit la position H'. Quand le point H arrive en H', il tend à poursuivre sa route suivant une droite qui est tangente à la courbe au point H'. Si l'on compose la force *f* née de la contraction de la fibre EH, force que je suppose représentée en intensité et en direction par la droite H'E', cette force *f* pourra être remplacée par les 2 composantes : *H'D'*, déterminée par la perpendiculaire abaissée du point E' sur la tangente H'D' et *H'G* également déterminée par la parallèle E'G menée à la tangente.

Cette 2me composante ne peut produire aucun travail, car le point H' tiré par elle dans le sens H'GA appartient à la droite AH', rigide par hypothèse et, dont le point A n'est pas mobile dans ce sens. La 1re composante seule, H'D' tirera le point H' dans la direction de la tangente pour l'amener de H' vers D'. Or, cette force H'D', qui n'est qu'une composante, possède évidemment une intensité moindre que la force *f* représentée par la droite H'E' qui est la résultante.

L'intensité de cette composante, H'D', est d'ailleurs variable avec les diverses positions occupées par le point H sur l'arc HH'. Elle va en croissant depuis le point H, origine de l'arc sur le septum mobile, jusqu'à

un maximum où elle devient égale à la résultante H'E', c'est-à-dire à la force f ; puis elle décroît et finit par devenir nulle lorsque sa direction se confond avec celle du rayon dont le prolongement passerait par le point E, deuxième extrémité de la fibre EH.

De plus, la valeur de cette composante croît aussi avec le rayon de l'arc décrit par le point H : les forces qui tirent sur le point H sont d'autant plus grandes que les fibres d'où elles émanent sont plus éloignées de la colonne vertébrale.

Soit la figure IV, dans laquelle EH représente la fibre qui se contracte ; H H' H'' H''' l'arc décrit par le point H autour de A, comme centre, avec AH comme rayon. Quand la fibre commence à se contracter, elle tend, comme il vient d'être dit ci-dessus, à entraîner le point H suivant la tangente HD. Supposons

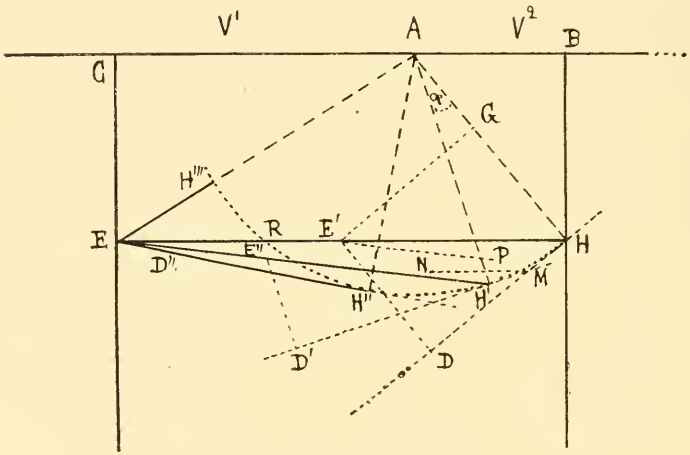


Fig. IV.

que la force f née de cette contraction soit représentée en intensité et en direction par la droite HE' ; en composant cette force, nous aurons pour composante agissante la droite HD, obtenue en abaissant du point E' une perpendiculaire E'D sur la tangente HD ; l'autre composante HG, obtenue en menant du point E' une parallèle à la tangente jusqu'à la rencontre de AH, ne peut modifier l'état du point H invariablement lié au point A par la droite rigide AH. Mais HG = DE' comme parallèles comprises entre parallèles ; nous pouvons donc, dans nos calculs, substituer DE' à HG. Le triangle HDE' étant rectangle en D, son hypoténuse HE', qui représente la force f, égale $\sqrt{HD^2 + E'D^2}$. Or cette force étant de valeur constante, si l'un des éléments qui la composent, HD, par exemple, varie dans un sens, l'autre varie dans le sens opposé ; autrement dit, si HD augmente, E'D diminue et réciproquement. Ceci établi, considérons une autre position du point B

sur l'arc HH'H''H''' : soit H'. A ce moment, la fibre musculaire EH a pris la position EH'. La force *f*, née de la contraction de cette fibre, restant constante dans toutes les positions que peut prendre celle-ci, portons sur la droite EH' une longueur E''H' égale à E'H, mesurant en intensité et en direction la force *f*. Si nous composons cette force, nous aurons pour composante agissante la droite H'D' dont la longueur, comme je vais le démontrer, est plus grande que celle de la composante HD de la précédente position de la fibre. Pour cela, il me suffit de montrer que l'angle E''H'D' est plus petit que l'angle correspondant E'HD du précédent triangle rectangle. En effet, le triangle E'HD étant rectangle peut être inscrit dans une demi-circonférence. Les angles aigus de ce triangle ont chacun pour mesure la moitié de l'arc compris entre ses côtés ; si l'un de ces angles diminue, l'arc qui lui sert de mesure diminue également ainsi que la corde qui le sous-tend ; mais alors, l'arc qui mesure l'autre angle aigu augmente nécessairement ainsi que sa corde puisque la somme des 2 arcs sous-tendant les 2 angles aigus égale toujours 180°. Donc, si l'un des angles aigus d'un triangle rectangle diminue, le côté opposé à cet angle diminue également ; mais par compensation, l'autre côté de l'angle droit s'accroît. Considérons les 2 triangles E'HD et E''H'D'.

La tangente H'D' forme avec la tangente HD un certain angle D'MD ; cet angle et l'angle H'AH, de valeur α, sont égaux comme ayant leurs côtés respectivement perpendiculaires. Si nous menons par le point M une parallèle NM à E'H, nous formons un angle NMD qui est égal à E'HD comme correspondant ; le déplacement de la tangente de HD en H'D' a pour effet, comme le montre bien la figure, de diminuer la valeur de l'angle NMD d'une quantité égale à l'angle α. Mais en même temps que la tangente se déplace ainsi, la fibre musculaire passe de EH en EH', c'est-à-dire qu'elle s'incline par rapport à sa direction primitive, d'un angle HEH'. Si par le point E' on mène la rdoite E'P parallèle à EH', on forme un nouvel angle HE'P qui est égal à l'angle HEH' comme correspondant. Or cet angle HE'P diminue d'autant l'angle HE'D ; mais comme ce dernier est complémentaire de l'angle E'HD, celui-ci se trouve en réalité augmenté de l'angle HEH'. Ainsi d'une part l'angle E'HD diminue d'une quantité α ; de l'autre, il augmente d'une quantité HEH' ; cherchons la valeur de ce dernier angle.

Les 2 angles α et HEH' sont limités l'un et l'autre par l'arc HH' ; cet arc étant décrit du point A, c'est-à-dire du sommet de l'angle α, mesure la valeur de l'angle α. L'autre angle HEH' peut être considéré

comme formé par 2 sécantes EH et EH' coupant en H et H' la circonférence décrite du même point A avec AH comme rayon. Ces 2 sécantes présentent 3 cas à considérer. Si le sommet de l'angle formé par les 2 sécantes est situé sur la circonférence même, cet angle étant inscrit a pour mesure la moitié de l'arc compris entre ses côtés ; il vaut donc $\frac{\alpha}{2}$; si le sommet est extérieur à la circonférence, la valeur de l'angle est égale à la demi-différence des 2 arcs interceptés ; elle est donc plus petite que $\frac{\alpha}{2}$; si enfin le sommet est en dedans de la circonférence, la valeur de l'angle est égale à la demi-somme des 2 arcs interceptés par ses côtés et leurs prolongements ; dans ce cas, elle serait supérieure à $\frac{\alpha}{2}$ elle pourrait être égale ou même supérieure à α. Dans les 2 premiers cas, l'angle E'HD diminue d'une quantité α ; il augmente d'une quantité au plus égale à $\frac{\alpha}{2}$; donc en résumé, cet angle diminue d'une quantité au moins égale à $\alpha - \frac{\alpha}{2} = \frac{\alpha}{2}$. Quant au 3e cas, il ne peut jamais se présenter. En effet, le centre A de l'arc décrit est toujours plus rapproché du septum mobile BH que du septum fixe CE ; par conséquent l'arc décrit du point A comme centre avec AH comme rayon coupera toujours la fibre EH en un point R qui sera compris entre les 2 septa ; le point fixe E de la fibre restera donc en dehors du cercle et l'angle qui aura ce point comme sommet rentrera dans le second cas envisagé. Si le centre A du cercle se trouvait placé juste au milieu de l'intervalle qui sépare les 2 septa, le cercle passerait par le point E et l'angle qui aurait ce point pour sommet rentrerait dans le second cas envisagé.

Ainsi l'angle E'HD formé par la fibre EH et par la tangente menée en H au cercle décrit du point A avec AH comme rayon, diminue graduellement à mesure que H se déplace le long de ce cercle ; il en est de même du côté E'D qui lui est opposé dans le triangle rectangle E'HD, et comme l'hypoténuse E'H de ce triangle reste de longueur constante, l'autre côté de l'angle droit HD, en vertu du théorème sur le carré de l'hypoténuse, doit au contraire augmenter. Mais ce côté qui s'accroît n'est autre que la composante agissante de la force f qui sollicite le point B ; celui-ci se trouve donc tiré de plus en plus fort vers la limite de contraction de la fibre. Dans son mouvement, le point H atteint un point H'' tel que la tangente menée en ce point passe par le point fixe E de la fibre ;

le parallélogramme des forces disparaît et n'est plus représenté que par la résultante H''D'' dont l'intensité est égale à la force *f* : c'est là que le point H subit son maximum d'attraction. Au delà du point H'', le parallélogramme des forces se reforme et la composante agissante diminue de plus en plus jusqu'à ce que le point H arrive en H''' sur la droite qui joint le centre A du cercle au point E, point fixe de la fibre. Dans cette position du point H, le parallélogramme des forces se trouve de nouveau détruit et la force *f* agit dans le prolongement du rayon AH''' ; mais, comme ce point H''' est invariablement lié au point A, la force est neutralisée ; autrement dit elle devient nulle.

En résumé, *quand une fibre musculaire se contracte, son extrémité mobile décrit un cercle ayant comme centre le point d'articulation des 2 vertèbres correspondantes et comme rayon la distance de cette articulation à l'extrémité mobile de la fibre. Dans chacune des positions successives qu'occupe cette extrémité, la fibre se trouve amenée, dans la figure, d'abord au-dessous de sa position primitive, puis ensuite au-dessus, c'est-à-dire qu'au début de sa contraction elle s'écarte de la colonne vertébrale et s'en rapproche au contraire à la fin. La force née de cette contraction n'agit pas en général directement sur le point mobile ; elle est remplacée par une composante dont l'intensité va croissant tant que la fibre se maintient en dessous ou plutot en dehors de sa position de repos ; elle décroît jusqu'à devenir nulle dès que la fibre se place au-dessus ou mieux en dedans de cette même position.*

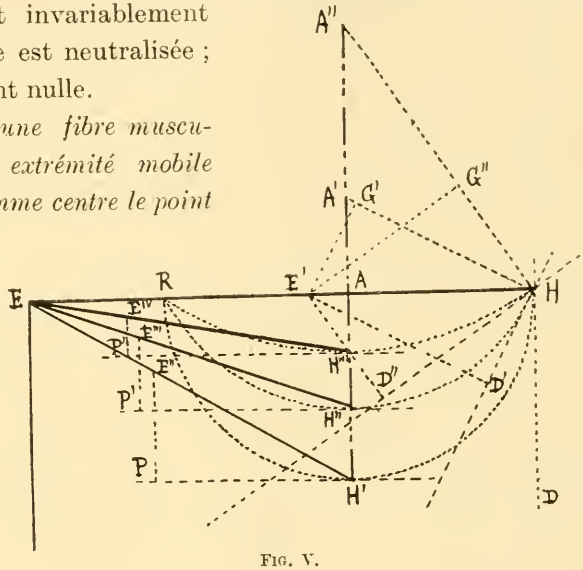


Fig. V.

Pour rendre la 2e proposition plus saisissante, c'est-à-dire pour montrer que plus les fibres d'un même myomère sont éloignées de la colonne vertébrale, plus l'intensité de la force qui agit sur leur point mobile est considérable, je modifierai la disposition des arcs décrits par les extrémités mobiles d'un certain nombre de fibres. Dans la figure IV nous avons 3 arcs décrits du même point A comme centre, mais avec des

rayons AB, AH et AK correspondant à la position des 3 fibres CB, EH et IK ; la figure v ne comporte qu'une seule fibre EH et 3 arcs de cercle passant par le point mobile H mais décrits de 3 centres A, A' A'' tels que leurs rayons AH, A'H et A''H égalent respectivement AB, AH et AK de la figure précédente. Considérons successivement sur ces 3 arcs 2 positions correspondantes du même point mobile ; soit d'abord la position H, à l'origine du mouvement, et ensuite la position H', H'', H''' sur la ligne des centres A, A', A''. L'arc H H''' R qui est le plus rapproché de la fibre EH et qui a par conséquent le plus grand rayon A''H correspond évidemment à la fibre la plus éloignée de la colonne vertébrale ; au contraire, l'arc H H'R, qui est le plus éloigné de la même fibre EH, correspond à la fibre la plus rapprochée de la colonne vertébrale. Menons au point H les tangentes de chacun de ces arcs ; supposons que la droite E'H mesure en intensité et en direction la force *f* née de la contraction de la fibre EH et composons cette force. Il suffit pour cela d'abaisser du point E' une perpendiculaire sur chacune des tangentes ; cette perpendiculaire est égale à la composante HG', HG'' etc., qui passe par le centre du cercle et qui de ce fait a son action annihilée ; la portion de tangente comprise entre le point de tangence et le pied de la perpendiculaire représente la composante agissante. Or, dans le triangle rectangle dont ces 2 composantes forment les côtés de l'angle droit, leurs longueurs réciproques sont fonction l'une de l'autre ; quand l'une augmente, l'autre diminue et réciproquement. Comparons la longueur des perpendiculaires abaissées du point E' sur les tangentes. La 1re menée sur HD, tangente au cercle de rayon AH, est égale à E'H, c'est-à-dire à la force elle-même ; le parallélogramme des forces n'existe pas ou est réduit à une ligne ; cette ligne passant par le centre A du cercle est annihilée, si on la considère comme une composante, l'autre composante est réduite à un point H. La 2e perpendiculaire menée du point E' sur la tangente HD' au cercle de rayon A'H, est égale à E'D'. Or cette droite, côté du triangle rectangle E'D'H, est plus petite que l'hypoténuse E'H, c'est-à-dire plus petite que ne l'était dans le parallélogramme des forces précédent, la composante non agissante ; donc la composante agissante HD' est plus grande que la composante agissante précédente qui était comme nous l'avons vu réduite à un point. De même la 3e perpendiculaire menée du point E' sur la tangente HD'' au cercle de rayon A''H, est plus petite que la perpendiculaire précédente E'D'. En effet, les 2 triangles E'D'H et E'D''H étant rectangles en D' et D'' et ayant même hypoténuse ont leurs som-

mets sur la circonférence dont l'hypoténuse E'H est le diamètre ; ils sont inscrits; chacun de leurs angles a pour mesure la moitié de l'arc compris entre ses côtés. Or l'angle E'HD'' est plus petit que l'angle E'HD' car la tangente HD'' qui appartient à un cercle de plus grand rayon est plus rapprochée de la fibre EH ; donc son arc qui mesure cet angle, et par suite la corde E'D'' qui le sous-tend, est plus petit que l'arc sous-tendu par la corde E'D' ; donc l'autre côté de l'angle droit HD'' est plus grand que le côté HD', et comme ces côtés représentent les composantes agissantes de deux parallélogrammes des forces, la composante HD'' a une intensité plus grande que la composante agissante HD' du parallélogramme des forces précédent.

La démonstration sera encore plus évidente si nous prenons sur les arcs les points correspondants H', H'', H''', situés sur la ligne des centres AA'A''. Les tangentes menées en chacun de ces points, étant perpendiculaires à la ligne des centres, sont parallèles à la fibre EH. Celle-ci contractée prendra les positions respectives EH', EH'' et EH''' ; portons sur chacune de ces lignes à partir des points H', H'' et H''' des longueurs H'E'', H'E''', H'E'''' égales à E'H ; elles représenteront en grandeur et en direction la force qui tire sur chacun des points de tangence. Si nous composons ces forces, en abaissant des points E'', E''' et E'''' des perpendiculaires sur les tangentes, nous aurons respectivement comme composantes agissantes, en allant de la fibre la plus voisine de la colonne vertébrale vers la plus éloignée, les droites H'P, H''P' et H'''P'' dont la longueur, qui représente l'intensité des forces, va en augmentant de la première à la dernière.

Donc *quand plusieurs fibres sont situées dans le même plan*, toutes choses égales d'ailleurs, *chacune d'elles exerce sur son point mobile une traction d'autant plus forte qu'elle est plus éloignée de la colonne vertébrale.*

Il résulte de ce qui précède que les fibres d'un même myomère, dans l'hypothèse où elles sont parallèles, égales en longueur et en diamètre, développent en se contractant des forces égales, mais que ces forces, par un phénomène en apparence paradoxal, agissent de manière inégale sur les points du septum qu'elles doivent mettre en mouvement. Le travail qu'elles produisent est donc essentiellement variable puisqu'il dépend tout à la fois de l'intensité de l'excitation nerveuse, du degré de raccourcissement de la fibre en contraction et de la place que celle-ci occupe par rapport à l'axe squelettique. Mais le but que je poursuis n'exige nullement la connaissance exacte du travail effectué par les

diverses forces qui sollicitent un septum ; il suffit simplement de savoir comment une force, quelle qu'elle soit, agit sur son point d'application et consécutivement sur la vertèbre correspondante.

Mode d'action d'une fibre sur le septum mobile et consécutivement sur vertèbre correspondante

J'ai supposé précédemment qu'une fibre pouvait être considérée comme la puissance d'un levier du 2e genre, dont le point d'appui serait à l'articulation de 2 vertèbres et le point d'application à l'endroit où la fibre s'insère sur le septum mobile. Cette hypothèse permet d'expliquer facilement comment la fibre agit sur le septum supposé rigide et inflexible ; mais si l'on envisage l'ensemble des fibres contenues dans un même plan horizontal, l'explication perd de sa simplicité, car ces fibres, en se contractant, donnent naissance à des forces dont l'intensité, d'abord la même pour toutes, varie avec leur inclinaison. Le résultat de la contraction musculaire serait donc formé d'éléments variables auxquels il serait difficile d'attribuer la part qui revient à chacun, surtout si au lieu d'un septum rigide et inflexible, ils sollicitaient un septum membraneux et flexible. Il est donc nécessaire de rechercher le mode d'action réel d'une force quelconque sur le septum qu'elle actionne et sur la vertèbre à laquelle celui-ci est fixé.

Soit la figure VI. Quand les fibres CB, EH et IK, que je suppose parallèles entre elles et perpendiculaires aux 2 septa CI et BK, et qui de plus sont contenues dans le plan horizontal coupant transversalement le myomère CBIK, entrent en contraction, les points B, H et K décrivent chacun un arc de cercle ayant le même point A comme centre et respectivement les droites AB, AH et AK comme rayon. Ces arcs de cercle coupent la direction primitive des fibres au repos en un second point x, x' et x'' tel que si l'on abaisse du point A une perpendiculaire Aoo' sur cette direction les points x, x' et x'' sont, par rapport à cette perpendiculaire, symétriques des points B, H et K. Les cordes qui sous-tendent ces arcs, étant des parallèles comprises entre parallèles, sont égales ; la 1re, Bx, passant par le centre du cercle de rayon AB est un diamètre ; elle égale 2 fois le rayon, toutes égalent donc 2 fois ce rayon, c'est-à-dire 2 fois l'intervalle qui sépare le point articulaire A de l'insertion B du septum mobile BK. Quand le rayon AB diminue, c'est-à-dire quand le point d'insertion du septum mobile se rapproche de l'articulation des 2 ver-

tèbres, l'arc décrit par chacun des points de ce septum diminue d'amplitude ; il tend à se confondre avec sa corde. Suivant donc la distance à laquelle le septum BK se trouve du point d'articulation A des 2 vertèbres ; suivant également la longueur des rayons AB, AH, AK des cercles décrits par les points mobiles B, H et K, ceux-ci se trouvent placés à une distance plus ou moins grande, tantôt en dessous, tantôt en dessus, de la direction primitive des fibres. Le déplacement qu'éprouvent ainsi les fibres contractées CB', EH', IK' de même que l'inclinaison du septum BK en B'K', a pour résultat de modifier la forme des rectangles CBEH et EHIK et de les transformer en quadrilatères irréguliers. Tous les angles se modifient ; mais plus particulièrement les angles droits BHE et BKI qui deviennent franchement obtus, et d'autant plus qu'ils sont plus éloignés de l'axe vertébral.

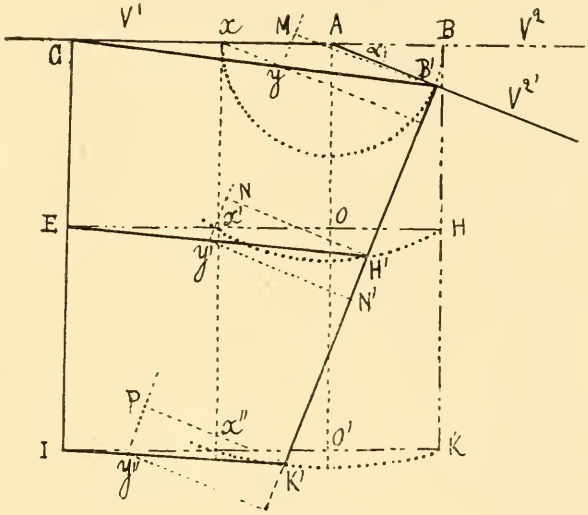


FIG. VI.

Ceci dit, voyons comment les forces agissent sur les septa, et consécutivement sur les vertèbres. Représentons par une droite quelconque l'intensité de la force qui naît de la contraction des fibres et portons cette droite, à partir des points mobiles B', H', K', sur chacune des fibres contractées. Soient les longueurs égales B'y, H'y' K'y'' qui représentent en intensité et en direction la force f pour chacune des fibres CB', EH' et IK'. Examinons plus particulièrement l'une d'elles : soit EH'. Nous pouvons considérer cette force comme la résultante de 2 autres appliquées en H' et agissant l'une suivant B'K' et l'autre suivant une perpendiculaire H'N abaissée du point H' sur une parallèle Ny, à cette même droite B'K'. Mais cette dernière composante est pour ainsi dire annihilée par la résistance que lui oppose le point H' qui appartient à une droite B'K' supposée rigide et de plus invariablement liée à la vertèbre V^{2}'; cette droite B'K' à cause de son union avec la vertèbre V^{2}', ne peut en

effet se déplacer parallèlement à elle-même comme elle le ferait sous l'action des forces B'M, H'N et K'P, si elle était libre. L'autre composante H'N' tire le point H' avec une intensité mesurée par la droite H'N' ; mais on sait qu'on peut sans changer l'effet d'une force transporter son point d'application en un point quelconque de sa direction pourvu que le nouveau point soit lié invariablement au premier. Nous pouvons donc transporter le point d'application de la force H'N' au point B' qui appartient à la vertèbre $V^{2'}$ laquelle est mobile au point A. Sous l'action de cette force, le point B' tiré dans la direction B'K' entraînera la vertèbre $V^{2'}$ à laquelle il appartient et l'obligera à tourner autour de son articulation A.

La fibre choisie, EH' étant quelconque, les points d'application de toutes les forces contenues dans le même plan horizontal CBIK peuvent être transportés tous en B', c'est-à-dire au point où la section du septum rencontre celle de la colonne vertébrale.

Comme le même raisonnement est applicable aux fibres musculaires de tous les plans qu'on peut mener dans la portion épiaxiale du muscle latéral, parallèlement à celui que nous avons considéré, le point d'application de la résultante des forces qui agissent dans chacun de ces plans se trouve également à l'intersection du septum avec la colonne vertébrale. Autrement dit, *l'insertion du septum sur la colonne vertébrale et ses principales apophyses est le lieu géométrique des points d'application de toutes les forces nées de la contraction des fibres musculaires dont l'ensemble constitue le myomère.* La traction qui s'opère ainsi dans le plan et sur la ligne d'insertion du septum a pour effet d'obliger la vertèbre sur laquelle se trouve l'insertion à tourner autour de son articulation avec la vertèbre précédente et à faire avec sa direction primitive un angle α plus ou moins accusé.

Chacun des myomères dont le muscle latéral est composé se comportant comme celui que nous venons d'examiner, les diverses vertèbres de la colonne vertébrale exécutent le même mouvement de rotation et font avec leur direction primitive un certain angle. La colonne vertébrale prend ainsi la forme d'une ligne brisée et le corps se courbe du côté du muscle qui se contracte.

Quelle que soit l'explication que l'on donne du mode de traction de la vertèbre, on voit que celle-ci tourne finalement autour de son articulation et entraîne avec elle le septum qu'elle porte en obligeant celui-ci à converger vers le septum fixe attaché à la vertèbre précédente. Or ce mouvement a pour résultat de donner aux fibres musculaires comprises entre

les 2 plans convergents des longueurs inégales. Les plus voisines de la colonne vertébrale, gênées dans leur contraction, se raccourcissent peu ; les plus éloignées se raccourcissent beaucoup. Si l'on suppose que le myomère ait une plus grande épaisseur, c'est-à-dire que le corps du poisson soit plus large, pour un même déplacement angulaire de la vertèbre mobile, les 2 extrémités convergentes des septa seront plus rapprochées et naturellement les fibres comprises entre elles seront plus courtes que dans le cas précédent ; il en serait d'ailleurs de même si, le myomère conservant son épaisseur, la vertèbre faisait avec sa direction primitive un angle plus grand. Dans ces 2 cas les septa rigides pourraient donc, si la peau qui les relie n'y mettait obstacle, buter les uns contre les autres ; les fibres superficielles seraient alors fortement raccourcies et réduites à une faible longueur. Mais, comme nous allons le voir, une fibre musculaire ne peut se contracter au delà d'une certaine limite ; les fibres d'un même myomère qui, au repos, ont sensiblement même longueur et même diamètre et qui, par conséquent, devraient, si elles étaient libres ou placées dans les mêmes conditions, se raccourcir d'une même quantité, pourraient donc offrir, une fois contractées, les dispositions suivantes : les unes à peine raccourcies ; d'autres atteignant leur limite de contraction ; les plus superficielles, plus courtes que cette limite même. Il est évident que ces dernières ne prendraient pas part en cet état à la traction de la vertèbre. Par suite de leur position respective, ces fibres, bien que développant la même force, ne produisent pas toutes le même travail, celui-ci, comme nous le verrons plus loin, étant d'autant plus grand que les fibres sont plus superficielles. Or, tandis que ces dernières, arrivées à leur limite de contraction, cesseraient tout travail, les plus profondes continueraient à travailler pendant toute la durée de la contraction ; leur effet ne serait pas parfaitement coordonné puisqu'il serait continu pour les unes, interrompu pour les autres. Voilà ce qui pourrait se produire si les septa étaient rigides comme je l'ai supposé.

Mais ils ne sont pas rigides ; ils sont membraneux et par conséquent flexibles et extensibles. Ces qualités doivent évidemment apporter des modifications plus ou moins profondes dans les phénomènes de traction auxquels ils sont soumis ; c'est en étudiant isolément ces qualités que nous arriverons le mieux à découvrir les modifications produites.

Supposons d'abord que les septa membraneux soient simplement flexibles. Je suppose qu'ils restent constamment perpendiculaires à la vertèbre sur laquelle ils s'insèrent et de plus qu'ils soient inextensibles.

La force qui tire en avant un point quelconque du septum mobile provoque en ce point la formation d'une autre force opposée à la 1re. A un moment donné, le travail moteur produit par la première et le travail résistant produit par la seconde se font équilibre : ils sont égaux et le point du septum où s'appliquent les 2 forces opposées également tiré en avant et en arrière, demeure immobile. Si tous les points du septum mobile étaient sollicités, pendant toute la durée de la contraction, par des forces égales, ces points se comporteraient comme celui que je viens d'examiner. Le septum, quoique membraneux, serait rendu rigide par le jeu des forces opposées, et dans ces conditions les forces motrices qui l'actionnent auraient également leur point d'application situé à l'insertion du septum sur la vertèbre ; celle-ci céderait à leur traction et tournerait autour de son articulation avec la vertèbre précédente.

Mais si certaines fibres superficielles se raccourcissaient au delà de leur limite de contraction, elles cesseraient à partir de ce moment d'agir sur les points mobiles qu'elles avaient entraînés ; *ceux-ci ne seraient plus soumis qu'à l'action du travail résistant qui tendrait à les ramener en arrière.* Le septum serait ainsi divisé en 2 parties rigides : *l'une profonde tirée d'arrière en avant et soumise à l'action des forces motrices ; l'autre superficielle, tirée d'avant en arrière par l'action des forces résistantes.* Est-ce possible ? C'est ce que je vais examiner dans le chapitre suivant.

Chapitre IV

MODE DE CONTRACTION DES MUSCLES SOMATIQUES (*Suite*)

Limite de contraction des fibres musculaires

On sait qu'un muscle, en passant de l'état de repos à l'état de mouvement, se raccourcit d'une certaine quantité qui varie suivant les conditions dans lesquelles s'effectue la contraction, mais qui est ordinairement comprise entre les fractions $\frac{1}{6}$ et $\frac{5}{6}$ de sa longueur totale. Le plus faible raccourcissement s'observe dans l'acte physiologique normal ; il est en corrélation avec le degré d'amplitude du mouvement de l'articulation que le muscle est chargé de faire jouer. Le plus fort raccourcissement ne s'obtient qu'avec un muscle totalement ou partiellement détaché du squelette et soumis à une très forte excitation électrique. Ce dernier résul-

tat montre le grand pouvoir de contraction que possède le muscle; mais en raison des conditions spéciales dans lesquelles il est obtenu, on peut d'ores et déjà affirmer que pareil raccourcissement ne se rencontre jamais chez l'être vivant. De plus, les expériences ont porté sur les muscles de la Grenouille et de l'Homme, c'est-à-dire sur des groupements de fibres musculaires dont la disposition et le fonctionnement diffèrent beaucoup de ce qui existe dans le muscle latéral des Poissons. En effet, les muscles ordinaires des Vertébrés sont comme on le sait, formés par un faisceau d'éléments continus, constitués par des fibres d'une seule venue ou par des séries linéaires de fibres sou dées les unes aux autres à leurs extrémités. Qu'ils soient au repos ou à l'état actif, ces éléments sont toujours rectilignes. Le muscle latéral des Poissons est au contraire presque toujours subdivisé par des cloisons conjonctives en un certain nombre de parties ou myomères. Les éléments dont il se compose sont interrompus et leurs portions s'attachent à ces cloisons ; elles ne sont donc pas directement unies les unes aux autres, mais sont simplement placées bout à bout en séries longitudinales plus ou moins régulières. Quand le muscle latéral passe de l'état de repos à l'état actif, il imprime aux vertèbres un mouvement de rotation qui a sa répercussion sur la forme des séries longitudinales d'éléments musculaires ; celles-ci prennent la forme de lignes brisées. On voit de suite la différence qui existe entre le mode d'action des muscles de l'Homme ou de la Grenouille et celui du muscle latéral des Poissons. Dans les premiers, la force née de la contraction est simple et s'exerce directement entre les 2 points d'insertion du muscle ; dans le second, c'est une force complexe qui résulte de la combinaison de nombreuses forces partielles et concourantes s'exerçant chacune sur des points intermédiaires aux 2 extrémités du muscle. Si l'on veut établir une comparaison entre le mode d'action des 2 sortes de muscles, il faut donc s'adresser non au Muscle latéral tout entier, mais à une de ses parties, c'est-à-dire à un myomère.

Dans un muscle de l'Homme ou de la Grenouille, tel que ceux qui ont servi aux expériences des auteurs, les surfaces d'insertion sont ordinairement petites ; toutes les fibres du faisceau musculaire sont groupées et implantées sur un espace relativement restreint; elles ont de plus à peu près la même longueur. Dans ces conditions, lorsque le muscle se contracte, toutes ses fibres doivent, à peu de chose près, se comporter de la même façon et produire les mêmes effets. Il n'en est pas de même pour les myomères du muscle latéral. Ici, par rapport à la longueur des fibres, les 2 surfaces d'insertion sont très vastes ; elles s'étendent au moins de

la colonne vertébrale à la peau. Les fibres, qui ont à peu près la même longueur, grâce au parallélisme des cloisons limitantes, n'exécutent cependant pas le même travail. En se reportant à la figure III, on voit que les fibres agissent sur les vertèbres comme sur des leviers du 2e genre ; les plus profondes, CB, s'insèrent sur le bras de levier le plus court, AB ; les plus superficielles, IK, au contraire tirent sur un bras de levier AK beaucoup plus long. Celles-ci produisent donc plus facilement leur travail et se contractent plus profondément que les autres. Mais cette contraction est nécessairement limitée par le degré d'excitation que le muscle reçoit et qu'il transmet également à toutes les fibres qui le composent. Si un muscle détaché, et par conséquent dans des conditions anormales, peut sous l'effet d'une violente excitation électrique se raccourcir des $\frac{5}{6}$ de sa longueur, un muscle en place, bien vivant, recevant une excitation nerveuse, même forte, ne pourra jamais atteindre une telle contraction ; il en est empêché par les limites mêmes de l'amplitude de l'articulation. Ce qui est vrai pour un muscle de Grenouille ou un muscle de l'Homme, l'est également pour le muscle latéral des Poissons, mais d'une manière un peu différente. Comme je l'ai dit ci-dessus, les fibres les plus superficielles d'un myomère se contractent beaucoup plus que celles qui sont au voisinage de la colonne vertébrale en raison de la convergence que prennent les septa les uns par rapport aux autres. Mais d'une manière générale la contraction des fibres d'un myomère est fonction de celle des fibres profondes de ce même myomère.

Calcul de la limite de contraction des fibres profondes sur un Myomère de Tanche

Pour déterminer les limites de contraction des unes et des autres, j'ai fait des expériences et j'ai pris des mesures sur une Tanche (*Tinca vulgaris*, Cuv.) longue de 29 cm. 5 environ. Déduction faite de la tête et de la nageoire caudale, il reste pour la longueur du muscle latéral environ 20 cm. Le nombre des vertèbres est de 40. Elles n'ont pas toutes exactement la même longueur, mais cela importe peu pour la démonstration que je veux établir. Je prends donc comme longueur moyenne d'une vertèbre le quotient de 20 cm., longueur totale du muscle latéral, par 40, nombre de vertèbres de la colonne vertébrale, soit $\frac{20}{40}$ cm. = 0 m. 005. Il est évident que les fibres musculaires de chaque myomère ont, dans

ces conditions, également une longueur de 0 m. 005. Je rappelle qu'elles sont comprises entre 2 septa qui s'insèrent, l'un sur une vertèbre, l'autre, sur la vertèbre suivante ; chaque myomère chevauche donc sur 2 vertèbres consécutives. Mais la position relative des septa par rapport au point d'articulation des 2 vertèbres correspondantes est variable. Dans la région dorsale, l'articulation est à peu près à égale distance des 2 septa ; dans la région caudale, le second septum est au contraire presque contigu à l'articulation. Il y aura lieu de tenir compte de ces différences dans l'étude de la contraction des fibres musculaires.

Voyons maintenant les observations que j'ai faites, les mesures que j'ai prises et les calculs auxquels je me suis livré pour mesurer la longueur des fibres musculaires dans quelques cas de contraction du corps.

La Tanche, sortie de l'eau, se débat violemment. Sa queue fouette l'air avec vigueur et atteint fréquemment le bout du museau. Si pareil phénomène ne s'observe pas dans l'eau, cela tient vraisemblablement à ce que le corps étant porté en avant par la propulsion, le museau a déjà quitté le point initial qu'il occupait, quand la queue, dans son mouvement de flexion, y parvient. On peut donc considérer que l'effort produit par la contraction de la musculature latérale de la Tanche est le même dans l'eau que dans l'air. Voyons ce qu'il est dans l'air.

Le corps étant droit, le muscle latéral mesurait donc 20 cm. ou 200 mm. ; s'il était courbé au maximum, c'est-à-dire si les 2 points extrêmes du muscle latéral étaient amenés au contact l'un de l'autre, la longueur de la courbe interne, au niveau de la ligne latérale, n'était plus que de 108 mm.[1] La peau rétractée et plissée mesure donc à ce niveau 108 mm. de la tête à l'origine de la nageoire caudale. Si elle était mince on pourrait presque en faire abstraction et considérer que ce chiffre représente assez exactement la longueur de la section du plan horizontal précité et de la surface externe de la couche musculaire sous-jacente. Mais chez ce poisson, les téguments sont épais, quand le corps se recourbe, la peau, quoique élastique, est obligée de se plisser ; son épaisseur s'en trouve accrue. Sa surface externe et celle du muscle somatique, au niveau de la ligne latérale, se trouvent donc séparées, pendant la contraction par un intervalle assez grand ; il en est de même des 2 courbes résultant de l'intersection de ces 2 surfaces par un plan horizontal. Or la courbe

1. Comme le corps de la Tanche n'a pas, dans le sens dorso-ventral, la même épaisseur dans toute son étendue, j'ai pris comme repère de mes mesures la *ligne latérale* que je considère comme l'intersection de la peau et d'un plan horizontal mené par cet organe.

interne étant une courbe enveloppante est plus grande que la courbe enveloppée ; comme elle mesure la longueur véritable, au niveau de la ligne latérale, de la surface externe du muscle somatique, on peut donc affirmer que cette courbe a plus de 108 mm. et qu'elle dépasse ce chiffre d'autant plus que la peau est plus épaisse ; cette remarque trouvera plus loin son application.

Le corps étant recourbé au maximum, j'ai mesuré avec le plus de précision possible la distance de 2 points de la crête dorsale diamétralement opposés : j'ai trouvé 0 m. 061 ; 2 points de la ligne latérale, mesurés dans les mêmes conditions, étaient espacés de 0 m. 032. Si les courbes auxquelles appartiennent ces points étaient régulières ou plus exactement si c'étaient des circonférences, leur longueur calculée d'après les mesures ci-dessus devrait égaler celle que donnent les mesures directes. En procédant à ces calculs je trouve pour longueur de la crête dorsale : $c = 2\pi R = 3{,}1416 \times 0{,}061$ ou 0 m. 1916376 ; et pour la longueur de la ligne latérale : $c = 3{,}1416 \times 0{,}032$ ou 0 m. 1005312. On voit qu'il existe une certaine différence entre les longueurs ainsi obtenues et celles que donnent les mesures directes : 191 mm. 63 pour la longueur du muscle latéral au niveau de la crête dorsale au lieu de 200 mm. et 100 mm. 53 pour la ligne latérale, au lieu de 108 mm. Ces différences s'expliquent par diverses raisons : d'abord, il est très difficile de prendre sur un poisson vivant des mesures précises, et une erreur d'un millimètre dans la mesure du diamètre donne pour la circonférence une erreur de 3,1416 ; ensuite les différentes régions du corps n'ayant ni la même épaisseur ni la même flexibilité, la courbe obtenue par flexion ne peut être régulière dans toute son étendue ; elle est par exemple plus accusée dans la queue, qui est plus mince, que dans la région abdominale ; enfin les 2 extrémités du muscle latéral que l'on amène au contact l'une de l'autre s'unissent suivant un angle et non plus suivant une courbe. Il n'est donc pas étonnant dans ces conditions que les diamètres des courbes obtenus par mesure directe soient un peu inférieurs à ce qu'ils seraient si ces courbes avaient été des cercles. Mais la différence constatée est en somme assez faible et si l'on considère la courbe du corps comme un cercle on ne s'éloigne pas beaucoup de la vérité : c'est ce que je ferai pour pouvoir poursuivre l'étude de la contraction.

Lorsqu'un des muscles latéraux se contracte au maximum, les fibres musculaires de chaque myomère tirent sur le septum postérieur et obligent la vertèbre correspondante à décrire un mouvement de rotation autour

de son articulation avec la vertèbre précédente. Quand les 40 vertèbres ont accompli ce mouvement, elles forment une ligne brisée, fermée dont l'ensemble occupe les 360° de la circonférence. Chacune d'elles en supposant la courbe régulière, a donc tourné de $\frac{360^o}{40} = 9^o$.

Cherchons quel est, dans ces conditions, le processus de contraction des diverses fibres d'un même myomère. Considérons d'abord un myomère de la région abdominale, par exemple au niveau de l'insertion des ventrales, mais appartenant à la partie dorsale du muscle latéral. A ce niveau l'épaisseur du muscle mesurée directement, est de 13 mm. environ, peau enlevée. L'insertion du septum qui limite antérieurement le myomère considéré se trouve à peu près à 3 mm. de l'articulation postérieure de la vertèbre sur laquelle il s'attache ; l'insertion du septum qui limite postérieurement le même myomère est à 2 mm. de la même articulation. Quand les fibres du myomère considéré CBEH (fig. VII) se contractent fortement, la vertèbre V^2 tourne autour du point A d'un angle α de valeur égale, par exemple, à 9°, le myomère prend alors la forme CB'EH', le septum B'H' convergeant vers le septum CE. Si nous prolongeons les 2 septa jusqu'à leur point de rencontre, D, nous obtenons une figure CAB'D qui peut être considérée comme composée de 2 triangles, le 1er CAB' ; le second CB'D ; ces 2 triangles ont un côté commun CB' qui n'est autre chose que la fibre profonde CB à l'état de contraction. Résolvons successivement ces 2 triangles.

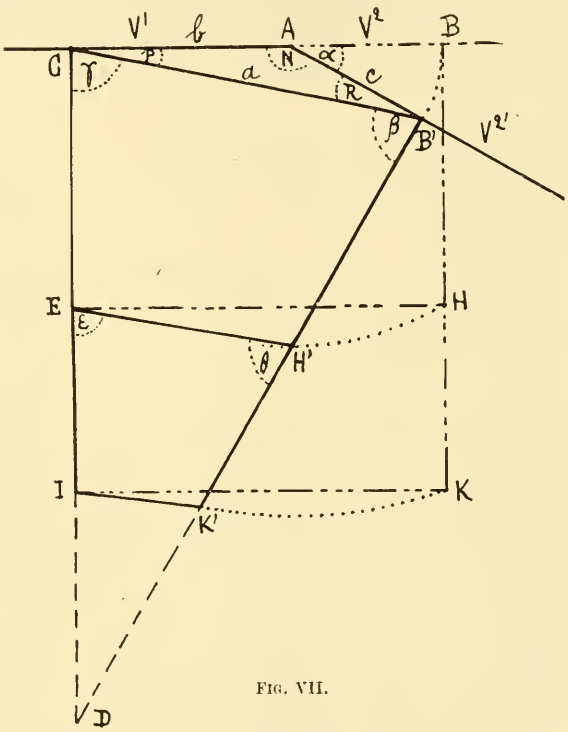


Fig. VII.

Dans le triangle CAB', nous connaissons le côté CA = 3 mm ; AB' =

2 mm. et l'angle CAB' qui égale 180° moins l'angle α dont a tourné la vertèbre V^2, soit 9°, je désigne cet angle par N ; l'angle CAB' vaut donc 180°-9° = 171°. Les 2 angles AB'C et ACB', que par abréviation je nommerai respectivement R et P, égalent 180°-171, valeur de l'angle N, soit 9°; leur demi-somme égale 4°30'. Le calcul trigonométrique donne pour valeur de la demi-différence de ces 2 angles 0°54'6'',40, d'où l'on tire pour valeur de R la moitié de la somme de ces 2 quantités, et pour valeur de P la moitié de leur différence. L'angle R vaut donc 4°30' + 0°54'6'',40 = 5°24'6'',40, et l'angle P = 4°30'-0°54'6'',40 = 3°35'53'',60. Si dans le même triangle CAB' on désigne par abréviation le côté CB' opposé à l'angle N par a, le côté CA opposé à l'angle R par b, et le côté AB' par c, la valeur de a nous sera donnée par la formule $a = \frac{(b + c) \sin \frac{N}{2}}{\cos \frac{(R.-P)}{2}}$ et en substituant aux lettres leurs valeurs respectives a = 4 mm. 98523.

Dans le second triangle CB'D, les côtés CD et B'D étant par hypothèse perpendiculaires aux vertèbres V^1 et $V^{2'}$, les angles CB'D ou β et B'CD ou γ égalent respectivement 90° — la valeur de l'angle R du triangle précédent, soit 90°-5°24'6'',40 = 84°35'53'',60 pour β, et 90°-3°35'53'',60, valeur de l'angle P, ou 86°24'6'',40 pour γ ; le 3e angle D de ce triangle vaut 9°, car il est égal à l'angle α, dont la vertèbre V^a a tourné autour de son articulation A, comme ayant ses côtés perpendiculaires à ceux de cet angle ; enfin le côté CB' ou a vaut, comme nous l'avons vu, 4 mm.98523. La longueur du côté CD se déduit de la formule trigonométrique CD = $\frac{a \sin \beta}{\sin D}$; de même la longueur de B'D = $\frac{a \sin \gamma}{\sin D}$ et en remplaçant ces symboles par leurs valeurs respectives CD = 31 mm. 7255 et B'D = 31 mm. 8042. Il nous est possible maintenant de déterminer le degré de contraction de la fibre EH, la plus superficielle du myomère CBEH, dans l'hypothèse où cette contraction se ferait conformément aux indications de la figure VII.

D'après les mesures prises avec le plus grand soin le myomère CBEH, abstraction faite de la peau, a 13 mm. d'épaisseur avant sa contraction ; par conséquent les points E et H, où s'insère la figre EH, sont à 13 mm. des points C et B, origines des 2 septa CE et BH sur les vertèbres V^1 et V^2. D'après cela, les côtés CE et B'H' du quadrilatère CEB'H' sont égaux ; si les angles β et γ l'étaient aussi, ce quadrilatère serait un trapèze

rectangle et la base EH' serait parallèle à CB'. Mais en se reportant aux mesures données ci-dessus on voit que les angles δ et γ diffèrent entre eux de 1°48'12'',80 ; EH' n'est donc pas parallèle à CB'. Nous allons chercher sa longueur en résolvant le triangle EH'D dont on connaît l'angle D, qui égale 9°, le côté ED qui égale CD-CE, c'est-à-dire 31 mm. 7285-13 mm. = 18 mm. 7255 et le côté H'D qui est égal à B'D-B'H c'est-à-dire à 31 mm. 8042-13 mm. = 18 mm. 8042. Les 2 angles DEH' ou ε et DH'E ou θ valent ensemble 180° — D ou 180° — 9° = 171° ; d'où leur demi-somme égale $\frac{171}{2}$ = 85°30'. Pour obtenir leur demi-différence, la trigonométrie nous donne la formule tg. $\left(\frac{\varepsilon - \theta}{2}\right) = \frac{e - h}{e + h}$ Cotg. $\frac{D}{2}$ d'où en remplaçant les symboles par leurs valeurs respectives on obtient $\frac{\varepsilon - \theta}{2}$ = 0°53'28'',70. L'angle ε a pour valeur la demi-somme, $\frac{\varepsilon + \theta}{2}$ + la demi-différence $\frac{\varepsilon - \theta}{2}$ de ces angles, soit 85°30' + 53'28'',70 = 86°23'28'',70. Connaissant cet angle on peut déterminer la longueur de EH' à l'aide de la formule EH' = $\frac{e \sin D}{\sin \varepsilon}$ ou EH' = 2 mm. 94746.

Ainsi lorsque la contraction du corps se fait au maximum, c'est-à-dire lorsque chaque vertèbre tourne sur la précédente d'un angle de 9°, la fibre la plus profonde d'un myomère, longue primitivement de 5 mm. mesure 4 mm. 98523 et la plus superficielle, si la contraction maximum s'étend jusqu'à elle, mesure 2 mm. 94746.

Le rapport entre la longueur de cette fibre superficielle contractée, 2 mm. 94746, et sa longueur primitive 5 mm. égale donc $\frac{2,94746}{5}$ ou environ $\frac{16}{27}$; elle a diminué en se contractant de $\frac{27}{27} - \frac{16}{27} = \frac{11}{27}$ ou à peu près les $\frac{2}{5}$ de sa longueur primitive.

J'ai montré précédemment que cette contraction musculaire a en outre pour résultat de transformer le rectangle primitif CBEH en un quadrilatère irrégulier CB'EH' ; mais si l'on considère que ce quadrilatère a des dimensions très faibles, on pourra, sans erreur appréciable, admettre que la fibre contractée EH' est parallèle à la fibre profonde également contractée CB'. Dans ce cas, sa longueur sera proportionnelle à la distance qui la sépare de CB', ou ce qui revient au même, à la distance du point E

au point C, ou du point H' au point B', ce qu'on peut traduire en disant que la fibre EH' est proportionnelle à la distance de ses points d'insertion aux points d'insertion correspondants de la fibre profonde CB'. L'erreur que l'on commet ainsi est de l'ordre des millièmes de millimètre, en plus ou en moins, selon qu'on s'adresse aux côtés CE ou B'H' du quadrilatère ; en prenant la demi-somme des résultats ainsi obtenus, on trouve pour EH' une valeur sensiblement égale à celle que donne le calcul direct. Nous pouvons donc admettre que dans sa contraction extrême la fibre superficielle EH' conserve son parallélisme avec la fibre profonde CB'. Le même raisonnement étant applicable à toutes les fibres comprises entre ces fibres extrêmes, on peut énoncer comme très sensiblement vraie cette proposition : *Toutes les fibres contenues dans le myomère* CB'EH' *se contractent proportionnellement à la distance de leurs insertions respectives aux insertions correspondantes de la fibre la plus profonde* CB'.

Mais cette proposition suppose que la contraction des fibres est illimitée, ce qui n'est pas ; elle peut donc n'être vraie que pour une partie des fibres du myomère, et je suis ainsi amené à rechercher le mode d'action des fibres superficielles qui sont soustraites à la loi que je viens d'énoncer.

Les fibres superficielles se comportent autrement que les fibres profondes

Supposons que le muscle latéral soit beaucoup plus épais et que la fibre la plus superficielle soit non pas EH, mais une fibre plus extérieure, par exemple IK, toutes choses restant égales par ailleurs. Rien, par hypothèse, n'étant modifié, si ce n'est l'épaisseur du muscle latéral, la fibre EH se comportera exactement comme si elle était restée superficielle et prendra la position EH'. Il n'y aurait donc pas lieu de s'en occuper davantage si l'étude attentive de cette fibre dont on connaît la longueur et les distances aux points C et B' ne nous permettait pas d'élucider le problème de la contraction générale du muscle latéral.

Tout d'abord, cette fibre, dans les conditions où l'excitation nerveuse est intervenue, a-t-elle atteint son maximum de contraction ? ou bien, au contraire, était-elle susceptible d'un plus fort raccourcissement ? Examinons successivement les 2 cas.

Si la fibre EH' est contractée à son maximum, toutes les autres fibres contenues dans le quadrilatère CB'EH', dont les côtés CE et B'H' convergent vers le point D, seront évidemment plus longues que EH' et par conséquent ne seront pas à leur maximum de contraction. Au con-

traire, celles qui sont situées dans le quadrilatère EH'IK', situé en dehors de EH', ayant même orientation et mêmes dimensions que cette fibre, subiront, sous l'influence de la même excitation nerveuse, la même contraction maximum. Elles seront égales entre elles et égales à EH'. Les septa membraneux limitants du myomère, qui ne deviennent rigides que sous l'effet des forces motrices et résistantes qui les sollicitent, resteront *parallèles* dans cette région ; ou s'ils convergent, ce sera par pression mécanique réciproque des myomères ; mais les fibres externes constitutives de ceux-ci n'y prendront aucune part ; elles n'exerceront plus de traction efficace sur le septum postérieur et ne contribueront pas par conséquent, du moins de cette manière, à la flexion du corps.

Si EH' n'est pas à son maximum de contraction, c'est qu'un obstacle s'y oppose, soit qu'il provienne du jeu limité des vertèbres, soit qu'il résulte de la résistance qu'offrent diverses parties du corps. Mais grâce à la convergence des septa CE et B'H' les fibres extérieures à EH' pourront se contracter d'autant plus qu'elles seront plus éloignées de cette dernière. Si l'on fait parcourir par exemple à la fibre IK' les diverses positions comprises entre EH' et le point de convergence D, cette fibre pourrait prendre, si la puissance de contraction était illimitée, des longueurs successives allant de la dimension de la fibre contractée EH', soit 2 mm. 94746 à celle d'une droite très courte, voisine du point ; exactement de 0 mm. 078.

Or cette hypothèse est inadmissible. Nous avons vu précédemment en effet, qu'un muscle de Grenouille ou de Mammifère, totalement ou partiellement détaché du squelette et soumis à une très forte excitation électrique, se raccourcissait d'une quantité un peu inférieure aux $\frac{5}{6}$ de sa longueur primitive. Ce résultat obtenu par des procédés spéciaux, ne se retrouve jamais dans les conditions ordinaires de la vie, où, sous l'influence de la simple excitation nerveuse, les muscles se raccourcissent au plus du $\frac{1}{3}$ ou des $\frac{2}{5}$ de leur longueur initiale. Leur raccourcissement est d'ailleurs d'autant moindre que l'excitation transmise est plus faible. Mais admettons pour un instant que le raccourcissement de la fibre IK puisse égaler les $\frac{5}{6}$ de sa longueur ; cette fibre ayant au repos une longueur de 5 mm. aurait après son raccourcissement, une longueur de 5 mm. — $\frac{5\,\text{mm.} \times 5,}{6}$ ou en effectuant les opérations, $\frac{5}{6}$ de millimètre,

soit en fractions décimales 0 mm. 833. Ainsi donc, même dans l'hypothèse la plus défavorable, la fibre IK' n'aura jamais, dans sa contraction, une longueur inférieure à 0 mm. 833, alors que la contraction étant illimitée, elle pourrait avoir 0 mm. 078. En se déplaçant de EH' vers D la fibre IK' rencontrera donc une position telle que pour une excitation nerveuse donnée, sa contraction sera maximum. Cette même contraction se maintiendra pour toutes les positions situées en dehors de celle-ci. Les 2 fragments de septa EI et H'K' seront donc parallèles. Nous retombons ainsi dans le 1er cas de notre hypothèse.

Mode de contraction des fibres superficielles

Ainsi le muscle latéral étant très épais, ses fibres superficielles ne se comporteront pas de la même manière que les profondes. Cherchons donc le mode de contraction de ces fibres, c'est-à-dire de toutes celles qui se trouvent en dehors de la 1re fibre à contraction maximum.

Soit la figure VIII dans laquelle CB' représente la fibre la plus profonde, EH' la 1re fibre à contraction maximum et IK' la fibre la plus superficielle. Ces fibres étant sensiblement parallèles, de même longueur et de même diamètre, et de plus recevant la même excitation nerveuse, donneront chacune, en se contractant, naissance à une force de même intensité, que j'appelle *f*. Sous leur effort, la vertèbre V^2 tourne d'un angle de 9° et vient en $V^{2'}$; en même temps les points mobiles B, H, K décrivent des arcs de cercle ayant respectivement pour rayon les droites AB, AH, AK. Si l'on considère ces droites comme des leviers du 2e genre, l'examen de la figure montre que le travail des forces *f* dont les points d'application sont en B, H et K, doit être très différent. Malheureusement ce

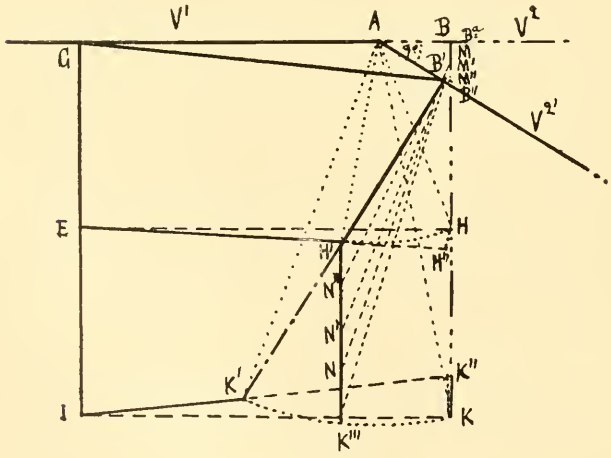


Fig. VIII.

travail n'est pas facile à évaluer, car, comme je l'ai fait remarquer précédemment, chaque force *f* en raison de sa direction sans cesse changeante, varie à chaque instant d'intensité. Nous aurions donc à évaluer, pour chacune d'elles, le travail d'une force variable ; mais si l'on considère que les variations d'intensité de ces forces, sont en somme très faibles, on peut à la rigueur la considérer comme une force constante agissant sur un point mobile à déplacement curviligne. Dans ces conditions le travail effectué est *le produit de l'intensité f de la force par la projection de l'arc décrit par le point mobile sur la direction de la force.* Ainsi le travail de la fibre CB' est égal à *f* multiplié par la projection de l'arc BB' sur le prolongement B'B'' de la force ; de même le travail de EH' égale *f* multiplié par la projection de l'arc HH' sur le prolongement H'H'' de la force *f* née de la contraction de EH' ; enfin le travail de la fibre IK, si elle se contractait jusqu'en K' serait égal à *f* × par la projection de l'arc KK' sur le prolongement K'K'' de la fibre contractée IK'. Les diverses quantités de travail produites par les fibres en contraction d'un myomère se composent donc d'une constante *f* et de variables, B'B'', H'H'' et K'K''. Cherchons comment et dans quel sens se modifient ces variables.

Les triangles curvilignes B'AB, H'AH et K'AK sont isocèles et leur angle A est égal à 9°, quantité dont la vertèbre V^2 a tourné autour du point A ; ces triangles sont donc semblables et leurs côtés homologues sont proportionnels. Nous avons par conséquent $\frac{AB'}{\text{arc } BB'} = \frac{AH'}{\text{arc } HH'} = \frac{AK'}{\text{arc } KK'}$. Si ces triangles ou secteurs étaient superposés, les droites CB', EH' et IK' sur lesquelles se projettent les arcs BB', HH' et KK', étant à peu de chose près parallèles, comme je l'ai indiqué précédemment, ces arcs auraient pour projections des valeurs proportionnelles à leur propre longueur, ou ce qui revient au même, proportionnelles à leur rayon, c'est-à-dire aux bras de levier AB, AH et AK. Mais ces secteurs ne sont pas superposés ; comme le montre la figure VIII les arcs qui les limitent ou plutôt les cordes qui sous-tendent ceux-ci ont des positions variées et telles que leur inclinaison sur leur ligne de projection est d'autant plus forte qu'elles sont elles-mêmes plus grandes. Or, on sait qu'une droite perpendiculaire à un plan a pour projection sur ce plan un point ; si elle est oblique, sa projection est une droite qui croît avec l'obliquité et devient égale à la droite elle-même quand celle-ci est paralèle au plan. L'examen de chacune des fibres musculaires considérées montre que le travail produit par la fibre la plus profonde CB, est égal à *f* × B'B'', B'B'' étant la projection

sur CB' prolongée de l'arc BB' décrit par le point B dans son mouvement de rotation. Cet arc BB' ayant le plus petit rayon est aussi le plus petit de tous ceux que décrivent les divers points du septum mobile BK ; de plus sa corde est presque perpendiculaire sur la direction de la fibre contractée CB' sur laquelle il se projette ; sa projection sera donc très petite et le travail produit par la force f issue de la contraction de la droite CB, peu considérable. A mesure que nous nous éloignons du point B sur le septum BK, les points de ce septum décrivent des arcs de cercle de plus en plus grands et les cordes de ces arcs s'inclinent de plus en plus sur les droites où elles se projettent. Le travail effectué par l'une d'elles, EH, par exemple, et dont la valeur égale $f \times$ H'H'' est donc plus grand que celui de la fibre profonde CB. Or quel que soit le travail effectué par chacune des fibres qui se contractent, ce travail moteur fait naître un travail résistant de direction opposée et, à un moment donné, de valeur égale. Chacun des points du septum mobile se trouve donc à un moment donné sollicité par des forces égales et opposées qui le maintiennent en équilibre, et comme ce moment est le même pour tous les points compris entre B' et H', la partie B'H' du septum mobile est fixe et rigide.

Si le point K du septum pouvait parcourir l'arc KK' pendant que le point H passe de H en H', le travail produit par la force f née de la contraction de la fibre IK et qui égalerait $f \times$ K'K'' serait beaucoup plus grand que celui effectué par la force égale f née de la contraction de la fibre EH ; mais par hypothèse cette dernière fibre est la première dont la contraction soit maximum ; toutes celles qui sont situées en dehors d'elle auront la même contraction ; par conséquent, dès qu'une de ces fibres, IK par exemple, atteindra sur l'arc que parcourt son point mobile K une longueur IK''' = EH', elle cessera de se contracter. Il résulte de là que le septum mobile prendra pendant la contraction, à partir du moment où la fibre la plus externe sera contractée au maximum, une disposition coudée telle que le montre la figure VIII. Ainsi quand la fibre IK', qui est la plus superficielle, atteindra son maximum de contraction, le septum sera dans la position B^aK''' ; une fibre moins superficielle prendra la disposition MNK''' etc. ; le septum passera donc par les phases successives indiquées dans la figure VIII, B^aK''', MNK''', M'N'K''', M''N''K''' et enfin B'H'K'''. Mais pendant la succession de ces phases, les fibres IK''' etc., contractées au maximum, cesseront de tirer sur le septum mobile et leur action se trouvera ainsi interrompue. Il est vrai qu'en vertu de l'inertie les points K''', N, N', N'', subitement soustraits à l'influence de

la force *f* qui tirait sur chacun d'eux, peuvent dépasser la limite de contraction des fibres auxquelles ils appartiennent ; mais qu'ils la dépassent ou non, les fibres, à partir de cette limite, n'auront plus d'action directe sur ces points ; elles deviendront inutiles pendant une partie plus ou moins longue de la durée de leur contraction.

N'oublions pas toutefois qu'au moment où la force motrice disparaît brusquement, la force résistante existe toujours et cette force n'ayant plus de contre-partie devient motrice à son tour et tend à entraîner le point K''' d'avant en arrière pour le ramener vers le point K. Donc au moment où la fibre EH atteint son maximum de contraction en EH', le point K''' a été ramené plus ou moins loin en arrière, et la section horizontale du septum BK prend à ce moment une disposition en chevron plus accusée que ne l'indique la ligne brisée B'H'K''' de la figure VIII. On peut objecter que ce rappel en arrière du point K''' n'est possible que si la force de réaction qui tend à l'entraîner est capable d'allonger la fibre contractée IK''' pendant que dure l'excitation nerveuse. Or la chose est possible car les forces en présence sont inégales. En effet, au moment où la force motrice a cessé d'agir, le travail qu'elle produisait était égal $f \times KK'''$. La force résistante devenant motrice produit à ce moment un travail sensiblement de même valeur, tandis que la nouvelle force, opposée à la précédente, ne produit qu'un travail égal à *f* multiplié par un arc très petit, mais qui va, il est vrai, en augmentant à mesure que K''' s'éloigne de sa position primitive. Le travail résistant est donc pendant un certain temps, supérieur au travail produit par la force qui résulte de l'allongement de la fibre contractée IK'''. Mais comme cet allongement s'effectue pendant la durée de l'excitation nerveuse, la fibre tend à conserver la longueur que lui impose sa contraction maximum. Cela est facile, car son insertion antérieure I appartient en même temps, comme insertion postérieure, à la fibre qui lui correspond dans le myomère précédent. Dans ce dernier myomère le point I est donc également attiré en arrière par la force résistante devenue motrice. Les 2 insertions K''' et I étant attirées en même temps en arrière, la fibre IK''' conserve sa longueur minimum. Il en est naturellement de même pour tous les myomères ; mais dans le 1er, les fibres superficielles étant attachées en avant à la tête ou à l'épaule, celles-ci cèdent à leur traction et s'inclinent en arrière, c'est-à-dire qu'elles obligent la tête à tourner autour de son articulation avec la colonne vertébrale.

Les fibres superficielles d'un myomère épais agissent donc comme si elles

se contractaient d'avant en arrière, différant en cela des fibres profondes dont l'action se manifeste au contraire d'*arrière en avant.*

On déduit de ce mode de contraction que le segment externe du septum postérieur est fixe, tandis que le même segment du septum antérieur est mobile. Sur une coupe transversale celui-ci, tiré en arrière par les fibres du myomère, semble tourner comme un bras de levier autour du point où aboutit l'extrémité antérieure de la 1re fibre à contraction maximum ; et comme à première vue aucun obstacle ne s'oppose à la contraction maximum de toutes les fibres superficielles, que, d'un autre côté, le mécanisme de la contraction ne permet pas aux 2 septa de converger vers l'extérieur, il s'ensuit que toutes les fibres superficielles se contractent au maximum et que, comme conséquence, les segments externes des 2 septa sont parallèles.

Dans ces conditions 2 fibres superficielles quelconques contractées au maximum et les portions de septa qu'elles interceptent sur la coupe, peuvent être considérées comme formant un parallélogramme. Si les angles de ce parallélogramme sont articulés ou, ce qui revient au même, si les petits côtés peuvent s'incliner plus ou moins sur les grands, ceux-ci se rapprocheront l'un de l'autre. La distance qui les sépare ira donc en diminuant. Or, c'est ce qui arrive pour les myomères. Plus la contraction est forte, plus l'angle du chevron formé par le plissement du septum est tiré en avant ; mais en même temps plus la fibre superficielle tire en arrière son insertion antérieure. Les septa se couchent, s'inclinent donc d'autant plus sur les fibres que celles-ci se contractent davantage. Mais en même temps les fibres se rapprochent l'une de l'autre et le myomère diminue d'épaisseur dans sa région superficielle en raison directe de l'importance de la contraction. Il y aura lieu de revenir plus tard sur cette remarque.

Influence de la peau sur la contraction des fibres superficielles

J'ai volontairement laissé de côté l'influence de la peau sur la contraction des fibres superficielles ; cependant cette influence demande à être envisagée. Bien que très élastique de sa nature, la peau ne se rétracte pas autant qu'un muscle se contracte. Il suit de là que les fibres les plus superficielles ne devraient pas pouvoir se contracter au maximum, si les septa sur lesquels elles agissent, et qui sont unis à la peau à leur périphérie, restaient, par suite de cette union, plus espacés qu'ils ne le seraient,

s'ils étaient libres de toute adhérence ; mais la puissance de contraction de ces fibres est telle que la peau ne leur offre pas un obstacle insurmontable ; s'il leur est impossible de la rétracter plus que ne le comporte son élasticité, elles la contraignent à se plisser. Grâce à ces plissements, la régularité des rapports qui existent entre elle et les septa est sensiblement maintenue ; le parallélisme des segments externes des septa n'est donc pas modifié. Les fibres musculaires comprises entre ces segments sont par conséquent parallèles et comme la plus profonde d'entre elles est contractée au maximum, toutes sont également contractées au maximum. Or la plus superficielle va nous permettre de déterminer, avec une certaine approximation, la position de la 1re fibre à contraction maximum.

Position de la première fibre à contraction maximum

Soit la figure IX dans laquelle CB'MN' représente la portion profonde, contractée, du myomère CBIK et MN'I'K' sa portion externe ou superficielle dont toutes les fibres sont contractées au maximum et qui a la forme d'un parallélogramme.

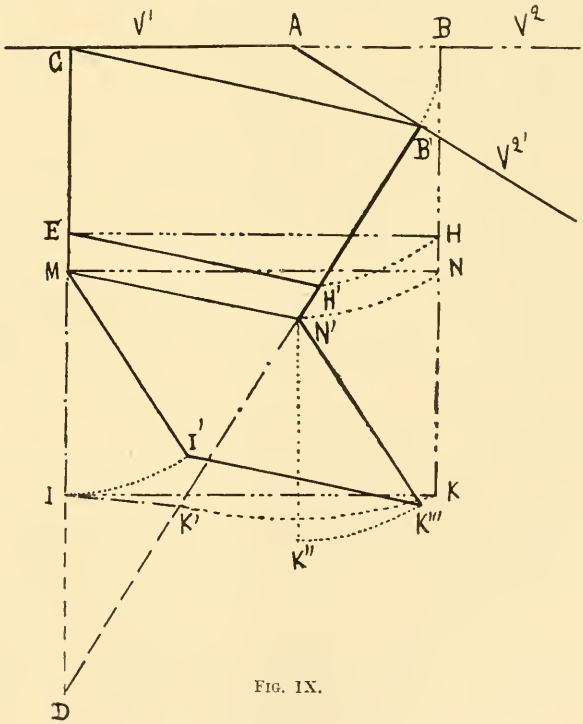


Fig. IX.

D'après les mesures prises sur la Tanche qui a servi à mon étude et d'après les calculs exécutés, la fibre contractée CB' mesure 4 mm. 98523 ; la fibre EH, située à 13 mm. du point C, mesure dans sa contraction 2 mm. 94746 ; enfin D, point de rencontre des 2 septa CE et B'H' prolongés est à 31 mm. 7255 de C et à 31 mm. 8042 de B'. Il s'agit de chercher à quelle distance de C se trouve la 1re fibre à contraction maximum MN'. Est-elle à plus ou à moins de 13 mm. de ce point ?

La fibre la plus superficielle IK, contractée au maximum en I'K', a la même longueur que MN', car la figure MN'I'K''' est un parallélogramme, les côtés MI' et N'K''' étant égaux et parallèles. Si nous connaissions la longueur de I'K''', c'est-à-dire de la fibre la plus superficielle, nous connaîtrions par là même celle de MN', c'est-à-dire de la 1re fibre à contraction maximum et nous pourrions facilement déterminer sa distance au point C. Pour cela, il suffirait de connaître la longueur de la partie superficielle du muscle latéral dans son état d'extrême contraction ; on y arriverait en enlevant la peau et en mesurant directement la longueur de la courbe interne formée par le rapprochement des 2 extrémités de ce muscle. En divisant cette longueur par le nombre de vertèbres, on obtiendrait la longueur d'une fibre superficielle. Mais en raison des difficultés qu'on éprouve à prendre des mesures précises, le procédé suivant est peut-être préférable : c'est celui que j'ai employé. La peau de ce poisson a, comme je l'ai déjà dit, une assez grande épaisseur ; au voisinage de la ligne latérale, elle mesure au moins 1 mm. ½. Elle s'épaissit en outre un peu lorsqu'elle se rétracte et se plisse, et enfin, elle s'écarte légèrement de la couche musculaire sous-jacente. A ce moment l'intervalle qui sépare la surface externe de la peau de la surface externe du muscle somatique est de plus de 2 mm. ; mais pour ne rien exagérer, admettons que cet intervalle soit seulement de 1 mm. ¾. Un plan horizontal mené par le corps du poisson au voisinage de la ligne latérale coupe les 2 surfaces précédentes suivant 2 courbes concentriques distantes l'une de l'autre de 1 mm. ¾. La courbe interne, ou coupe de la peau, mesurée directement accuse une longueur de 108 mm. Si pour la simplification des calculs cette courbe est ramenée à la circonférence, elle donne pour rayon $\frac{108 \text{ mm.}}{2\pi} = 17$ mm. 188 ; le rayon de la courbe externe ou coupe du muscle somatique, aura donc 17 mm. 188 + 1 mm. ¾, distance qui la sépare de la courbe interne, c'est-à-dire 17 mm. 188 + 1 mm. 750 = 18 mm. 938. Sa circonférence égalera 2 × 18,938 × 3,1416 = 118 mm. 9912 et si l'on admet que tous les myomères ont même longueur, un seul mesurera donc, dans sa contraction maximum, $\frac{118 \text{ mm. } 9912}{40}$ ou 2 mm. 9748 : c'est la longueur d'une fibre superficielle contractée ; c'est aussi celle de la 1re fibre à contraction maximum. Cherchons maintenant à quelle distance elle se trouve du point C de la figure IX.

D'après ce que nous avons dit précédemment pour le parallélisme

de la fibre contractée EH' par rapport à la fibre contractée CB', on peut, sans erreur appréciable, considérer la 1re fibre à contraction maximum comme parallèle à CB'. Les droites CB', EH', MN' étant sensiblement parallèles déterminent 3 triangles semblables et semblablement disposés ; les côtés homologues de ces triangles sont par conséquent proportionnels. On peut donc poser $\frac{MD}{ED} = \frac{MN'}{EH'}$. Mais MD = CD-CM ; en remplaçant dans l'équation précédente MD par sa valeur on obtient $\frac{CD - CM}{ED} = \frac{MN'}{EH'}$ et $CD - CM = \frac{MN' \times ED}{EH'}$ et enfin $CM - CD = \frac{MN' \times ED}{EH'}$. C M est la distance à laquelle se trouve par rapport au point C la 1re fibre à contraction maximum. Si dans la dernière équation on remplace les lettres par leurs valeurs respectives, on a $CM = 31,7255 - \frac{2,9748 \times 18,7285}{2,94746}$ = 12 mm. 8264.

Ainsi donc la 1re fibre à contraction maximum MN' est à 12 mm. 8264 du point C. Elle est par conséquent un peu plus rapprochée de la colonne vertébrale que la fibre la plus superficielle qui en est éloignée de 13 mm. Mais n'oublions pas que le résultat obtenu n'a rien d'absolu ; il provient 1° de mesures prises, aussi soigneusement que possible, mais qui cependant peuvent être entachées d'erreur et 2° de calculs exécutés d'après des figures qui n'étaient pas tout à fait conformes à mes hypothèses. Il suit de là que ce chiffre n'offre en réalité qu'une valeur d'approximation ; mais malgré tout, il est probable que la 1re fibre à contraction maximum coïncide assez sensiblement avec la fibre la plus superficielle, du moins dans la région où ont été prises les mesures.

La forme du poisson ne permet pas de supposer que cette coïncidence se manifeste pour toutes les parties du corps. Celui-ci pouvant être comparé à un demi-fuseau diminue graduellement d'épaisseur d'avant en arrière ; le muscle somatique arrive à n'avoir pas, dans la région caudale, 5 mm. d'épaisseur. Dans ces conditions, il est à présumer que la première fibre à contractionn maximum et la fibre superficielle correspondante, s'écartent de plus en plus l'une de l'autre, la première se maintenant à une distance à peu près constante de la colonne vertébrale tandis que la seconde s'en rapproche peu à peu de 13 mm. à 5 mm. environ. Toutefois, il existe des causes qui viennent influer, dans une certaine mesure, sur la position relative de ces 2 fibres. J'ai admis plus haut que tous les myomères ont une longueur de 5 mm., or il n'en est pas toujours

ainsi ; quelques-uns sont un peu plus longs, d'autres, dans la région caudale, sont plus courts ; il en est de ces derniers qui mesurent 4 mm. $^1/_2$, 4 mm., 3 mm. $^1/_2$ et même 3 mm. En se basant sur ces données, et toutes choses restant égales par ailleurs, il est facile de montrer par le calcul que si la première fibre à contraction maximum se trouve à 12 mm. 8264 de la colonne vertébrale pour une longueur de fibre de 5 mm. ; elle n'en est plus qu'à 11 m. 515 si cette fibre mesure au repos 4 mm. $^1/_2$ et à 10 mm. 236 si elle ne mesure que 4 mm. On peut conclure de là que plus un myomère est court, plus la première fibre à contraction maximum est rapprochée de la colonne vertébrale.

Si le point d'insertion de la fibre profonde d'un myomère était à $^1/_2$ millimètre de l'articulation de la vertèbre, au lieu d'en être à 2 mm. comme dans le cas précédent, le résultat serait peu modifié ; l'intervalle séparant la colonne vertébrale de la première fibre à contraction maximum serait seulement légèrement augmenté ; mais cet intervalle irait en diminuant comme ci-dessus avec la longueur des fibres. Ainsi, si la fibre profonde avait 5 mm. de long et s'insérait à $^1/_2$ mm. de l'articulation de la vertèbre, la 1re fibre à contraction maximum serait à 12 mm. 9448 de la colonne vertébrale au lieu de 12 mm. 8264 ; elle n'en serait plus qu'à 11 mm. 6172 si la fibre profonde n'avait que 4 mm. $^1/_2$ et à 10 mm. 3963 si celle-ci n'avait que 4 mm.

Mais la cause qui a le plus d'influence sur la position relative de la première fibre à contraction maximum réside dans le degré de flexibilité des vertèbres les unes sur les autres : plus l'angle décrit par une vertèbre autour de la vertèbre précédente est grand, plus la convergence des septa correspondants est considérable et plus la 1re fibre à contraction maximum se rapproche de la colonne vertébrale. Or cette flexibilité que j'ai supposée uniforme et égale à 9°, est au contraire très variable ; elle est surtout accusée dans la région caudale où les vertèbres peuvent tourner l'une sur l'autre de plus d'une douzaine de degrés dans les fortes contractions. Dans ces nouvelles conditions, la 1re fibre à contraction maximum pour un myomère dont la longueur serait de 5 mm., se trouverait à 9 mm. 5844 au lieu de 12 mm. 9448, et si le myomère est plus court, comme c'est le cas pour la région caudale, la 1re fibre à contraction maximum se trouve encore plus rapprochée de la colonne vertébrale que dans les exemples précédents.

En résumé, *la position de la 1ere fibre à contraction maximum n'est pas fixe ; elle est d'autant plus rapprochée de la colonne vertébrale que l'angle*

de rotation de la vertèbre mobile est plus grand et que la longueur du myomère est plus faible. Mais en général elle se trouve, chez une Tanche de 30 cm. de long à 13 mm. au plus de la colonne vertébrale.

De l'épaisseur véritable d'un Myomère

Dans ce qui précède j'ai implicitement admis que la largeur d'un myomère, c'est-à-dire son étendue transversale depuis la colonne vertébrale jusqu'à la peau, était égale à l'épaisseur du muscle au niveau de ce myomère. Or ce n'est pas exact. On vient de voir que le segment externe d'un myomère s'incline, au moment de la contraction, d'avant en arrière et de dehors en dedans. Sa largeur s'en trouve diminuée. Un myomère a donc, chez le poisson adulte, une forme qu'on peut ramener à celle d'un livre à demi-ouvert ; non seulement le segment superficiel, mais aussi, comme nous le verrons bientôt, le segment profond de ce myomère s'incline sur l'axe squelettique ; les 2 segments se couchent l'un sur l'autre et leur section transversale ressemble à un chevron un peu compliqué, il est vrai. Or par le jeu même des muscles, ce chevron devient permanent de temporaire qu'il était à l'origine. Dans ces conditions, l'épaisseur du muscle latéral n'est autre chose que la mesure de l'écartement, à leur base, des 2 branches du chevron. Pour avoir la longueur du chevron ou ce qui est la même chose, la largeur du myomère, il faudrait le développer et le placer perpendiculairement à l'axe squelettique. Cette opération n'est pas réalisable chez les Poissons, mais on peut y suppléer en mesurant les septa sur lesquels s'insèrent les fibres musculaires des myomères. Puisque chaque myomère est limité en avant et en arrière par un septum, celui-ci subit passivement les mouvements et la configuration du myomère ; il en épouse les saillies comme les dépressions ; il en constitue la surface limitante. La mesure de cette surface peut donc s'appliquer à celle du myomère. Or si l'on examine dans toute leur étendue les septa d'un poisson adulte on constate que chacun d'eux décrit une courbe compliquée, dont la section n'est pas celle d'un simple chevron mais rappelle plus exactement celle d'un Σ. De plus les faces de ce sont inclinées d'avant en arrière et s'étendent sur au moins 4 vertèbres ; si chaque septum était redressé et ramené à l'état de plan, sa largeur, c'est-à-dire sa dimension transversale, aurait donc 4 fois la longueur d'une vertèbre ou 4 fois 5 mm. ou 20 mm. et non pas 13 mm. comme semble l'indiquer l'épaisseur du muscle latéral dans la région où j'ai pris mes

mesures. Dans la région caudale où le muscle n'accuse plus qu'une épaisseur de 5 mm., chaque septum développé et redressé aurait 4 fois 4 mm. ou 16 mm. si l'on admet que la moyenne de la longueur des vertèbres soit de 4 mm. En tout état de cause, la largeur véritable d'un septum, et par suite celle du myomère correspondant, est donc toujours supérieure à 13 mm., limite extrême de la position qu'occupe la 1re fibre à contraction maximum ; chaque myomère ayant de 16 à 20 mm. de largeur possède donc les dimensions nécessaires pour que le jeu de ses fibres musculaires l'amène à prendre la disposition en ≃ caractéristique de la présence de fibres à contraction maximum.

En résumé, chez la Tanche qui a servi à mes recherches et, sans doute aussi, chez la plupart des autres poissons sinon chez tous, *chaque myomère, par le jeu même des fibres dont il se compose, se subdivise en 2 segments principaux fonctionnels, l'un profond, l'autre superficiel. Dans le segment profond, les fibres se contractent* d'arrière en avant *et d'autant plus qu'elles s'éloignent davantage de la colonne vertébrale ; elles tirent indirectement, par l'intermédiaire des septa, sur les vertèbres qu'elles obligent à tourner latéralement l'une sur l'autre ; dans le segment superficiel, les fibres sont toutes contractées au maximum et sont par conséquent de même longueur pendant la contraction ; elles tirent* d'avant en arrière *sur le septum antérieur et en même temps sur la peau qu'elles contribuent à rétracter.*

Tels sont les résultats que l'on peut déduire du jeu des fibres du muscle latéral dans l'hypothèse où les septa restent, pendant la contraction, rigides et inextensibles et où leur partie profonde demeure perpendiculaire à l'axe longitudinal de la vertèbre correspondante. Mais l'examen des myomères montre avec évidence que ces septa membraneux sont au contraire très extensibles et que sous l'effet de la traction musculaire, ils s'inclinent plus ou moins sur la colonne vertébrale. Nous devons donc rechercher l'influence que ces dispositions anatomiques exercent sur le mode de contraction des myomères et les modifications qu'elles apportent au schéma précédemment établi.

Chapitre V.

MODE DE CONTRACTION DES MUSCLES SOMATIQUES (*Suite*)

Disposition du septum en chevron

Commençons par examiner les conséquences de l'inclinaison des septa.

Bien que l'excitation nerveuse paraisse s'étendre instantanément à tous les myomères d'un même côté du corps, la logique nous autorise à admettre que sa transmission s'exerce progressivement d'avant en arrière sur les myomères successifs, depuis le cerveau où elle prend naissance jusqu'à l'extrémité de la queue. Dans ces conditions, la contraction des myomères se fait dans leur ordre numérique ; le septum qui limite postérieurement le 1er myomère est donc déjà rigide quand les fibres du second entrent en jeu ; c'est sur lui qu'elles s'appuient pour tirer en avant le septum suivant. J'ai fait voir précédemment que dans l'hypothèse où les rapports de ce 2e septum et de la vertèbre sur laquelle il s'insère, supposés perpendiculaires l'un à l'autre, ne seraient pas modifiés, la contraction des fibres du 2e myomère aurait pour résultat de tirer indirectement sur la 2e vertèbre et l'obliger à tourner latéralement autour de la vertèbre précédente. Eh bien, si au lieu de rester perpendiculaire à la vertèbre, le septum cède à la traction des fibres qui le sollicitent et se place plus ou moins obliquement par rapport à l'axe longitudinal de cette vertèbre, non seulement

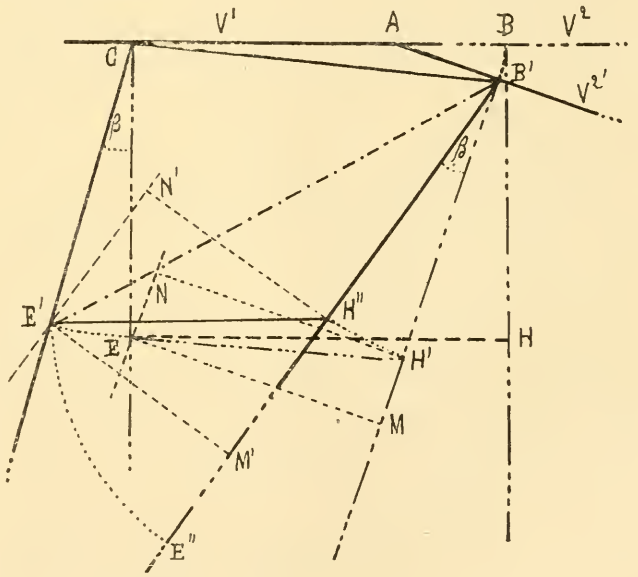


Fig. X.

les mêmes phénomènes se produiront, mais leur intensité croîtra en même temps que l'inclinaison du septum sur la vertèbre, du moins jusqu'à une certaine limite.

Soit la figure x dans laquelle V^1 et V^2 représentent les 2 vertèbres correspondant aux 2 septa considérés CE et BH. EH est une fibre musculaire quelconque du segment profond du myomère CBEH. Je rappelle que dans l'hypothèse où la contraction des fibres de ce myomère laisserait les 2 septa CE et BH perpendiculaires à leurs vertèbres correspondantes, V^1 et V^2, celle-ci prendrait la position $V^{2'}$ et le septum BH la position B'H'. La fibre EH se contracterait suivant EH'. Si l'on admet que cette droite EH' mesure en intensité et en direction la force *f* qui sollicite le point H' dans toutes les positions qu'il occupe successivement de H en H', cette force pourra être remplacée par ses 2 composantes H'N et H'M ; la 1re ne peut déplacer dans sa direction le point H' invariablement lié par hypothèse, à la droite B'H' et à la vertèbre $V^{2'}$; la seconde agira sur le même point H' avec une intensité représentée en grandeur et en direction par la droite H'M, et comme le point d'application de cette force peut être transporté sur la droite B'H' en un point quelconque, on peut le supposer placé en B', point commun à la droite B'H' et à la vertèbre $V^{2'}$; celle-ci se trouvera donc tirée par une force égale à H'M et amenée de V^2 en $V^{2'}$ après avoir tourné autour du point A d'un certain angle, qui peut être égal à 9°.

Mais si les 2 septa CE et BH prennent par exemple les positions CE' et B'H'' inclinées plus ou moins sur les vertèbres V^1 et V^2, comment la force H'E transportée en H''E' agira-t-elle sur le point H'' et consécutivement sur la vertèbre V^2 ?

Les 2 points extrêmes de la fibre EH', quand elle se déplace pour occuper par exemple la position E'H'', décrivent 2 arcs de cercle, EE' et H'H'', qui ont pour centres respectifs C et B' et pour rayons les droites égales CE et B'H'. Ce déplacement peut être assimilé à celui du côté EH' d'un quadrilatère articulé CEH'B' dont les grands côtés se rapprocheraient l'un de l'autre pour se superposer. Or dans le mouvement de translation de EH', l'angle B'H'E grandit de plus en plus et tend vers 180°, c'est-à-dire que le petit côté B'H' et le grand côté H'E de ce quadrilatère tendent à se mettre dans le prolongement l'un de l'autre. La fibre EH', pour occuper la position E'H'' tire sur le point H'' du septum B' H'' avec une force *f* égale en grandeur et en direction à la droite H''E'. Mais cette force peut être remplacée par ses composantes H''N' et H'' M' ;

si l'on admet pour un instant que le septum B'H'' reste plan et rigide dans sa nouvelle position, la composante H''N' ne pourra entraîner dans sa direction le point H'' invariablement lié à la droite B'H'' et à la vertèbre V^{2}' qui ne peuvent se déplacer dans le sens de cette force ; l'autre composante H''M' tirera sur le point H'' avec une force égale en grandeur et en direction à la droite H''M'. Or cette composante s'accroît en même temps que l'angle B'H''E', comme il est facile de s'en rendre compte. Le mouvement combiné de B'H'' et de H''E' qui tend à les placer dans le prolongement l'une de l'autre, peut être remplacé par le mouvement unique et rétrograde de H''E' tournant autour de H'' comme centre et faisant décrire au point E' un arc de cercle E'E'' ayant pour rayon la droite H''E' elle-même. Or, il est facile de voir que plus le point E' s'approche de E'', c'est-à-dire que plus l'angle B'H''E' grandit, plus l'ordonnée E'M' de ce point E' diminue et tend vers zéro, tandis que l'abscisse H''M' augmente et tend vers l'unité, c'est-à-dire vers la longueur H''E''. Mais cette abscisse n'est autre que la composante de la force H''E' qui tire sur le point H'' dans la direction B'H''. Donc la force qui agit en H'' et, indirectement, par l'intermédiaire du septum B'H'', sur la vertèbre V^{2}', est d'autant plus grande que le septum s'incline davantage sur la vertèbre V^{2}'.

On pourrait supposer d'après cela que le maximum de traction de la vertèbre V^{2} devrait coïncider avec le maximum d'inclinaison du septum, c'est-à-dire lorsque ce septum viendrait s'accoler latéralement à la vertèbre. Or, il n'en est rien, l'inclinaison n'est pas illimitée, mais elle est, jusqu'à un certain point, sous la dépendance du degré de contraction.

Reprenons l'examen du quadrilatère CEH'B'. La fibre EH' étant plus éloignée de la colonne vertébrale que la fibre CB' est, d'après ce que j'ai montré précédemment, plus courte que celle-ci, et comme les petits côtés B'H' et CE sont égaux, il est évident que la ligne brisée B'H'E est plus courte que la ligne brisée B'CE. Quand le mouvement articulaire du quadrilatère rapproche les grands côtés l'un de l'autre, la ligne brisée formée par 2 côtés adjacents se rapproche de plus en plus de la ligne droite : c'est la limite vers laquelle ils tendent. Cette limite sera évidemment atteinte, en 1er lieu par la ligne brisée B'H'E qui est la plus courte et qui transformera le quadrilatère considéré en un triangle E'CB'. La grande ligne brisée E'CB' se trouve par là même dans l'impossibilité de se transformer en ligne droite, ou, en d'autres termes, le septum CE' ne peut se rapprocher davantage de la vertèbre V^{1}.

Quant à l'inclinaison du septum B'H'', elle pourrait, d'après ce qui vient d'être dit, avoir pour limite la droite B'E', mais on verra un peu plus loin qu'il n'en est jamais ainsi lorsque sera examiné dans toute son étendue, le jeu du septum élastique et extensible. D'un autre côté, la ligne droite B'E' qui détermine le degré d'inclinaison des 2 septa d'un même myomère, égale la somme des 2 droites B'H'' et H''E'; la 1re a une longueur constante, puisqu'elle mesure la distance à laquelle la fibre EH se trouve de la vertèbre V^2 ; la longueur de la seconde varie au contraire avec l'intensité de l'excitation nerveuse dont le résultat est de contracter plus ou moins la fibre musculaire et d'obliger par suite la vertèbre V^2 à tourner plus ou moins autour de son articulation A. Le point B, origine du septum BH sur la vertèbre V^2 décrit donc autour du point A un arc de cercle BB' d'autant plus grand que la vertèbre tourne davantage autour de ce point. Sa position varie en conséquence et imprime à la droite B'E' une inclinaison également variable : cette inclinaison se trouve donc, mais pour une faible part, sous la dépendance de l'excitation nerveuse.

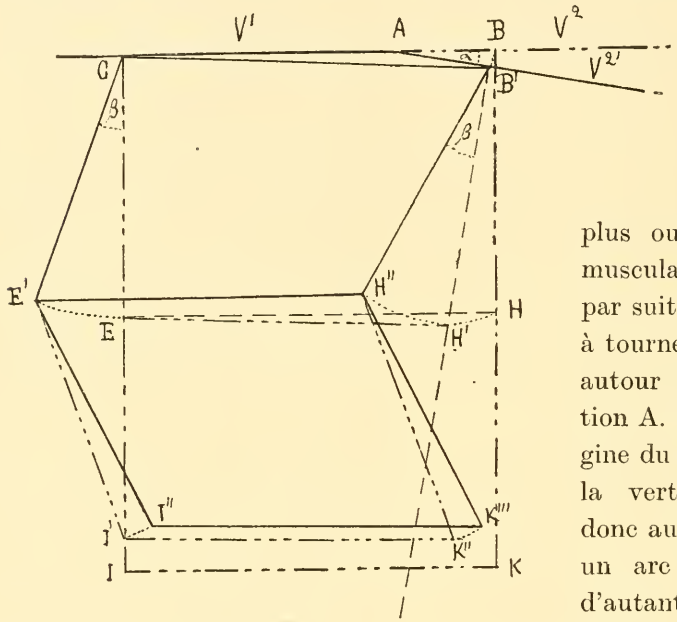


Fig. XI.

A un autre point de vue, l'inclinaison des 2 septa sur leurs vertèbres respectives apporte des modifications dans les rapports des diverses parties du myomère. L'inspection de la figure *x* montre que le septum B'H'', en s'inclinant sur la vertèbre $V^{2'}$ d'un certain angle β, fait décrire à son point H' (en supposant que ce septum ne subisse pas d'allongement du fait de la traction de la fibre) un arc de cercle H'H'' qui a pour résultat d'amener le point H' en H'', c'est-à-dire dans une position plus rapprochée de la vertèbre V^1 que ne le serait le point H'. De même, le point E se trouve

également rapproché de cette vertèbre par le déplacement du septum CE en CE', après avoir tourné autour du point C d'un angle δ. La 1re fibre à contraction maximum est donc plus voisine de la vertèbre V^1 dans sa nouvelle position E'H'' qu'elle ne le serait en EH', position qu'elle aurait, si les septa restaient perpendiculaires à leurs vertèbres respectives. Or il en est de même de toutes les fibres contenues dans le segment profond du myomère. Celui-ci étant composé de fibres musculaires molles, sensiblement parallèles et séparées par de légers intervalles, est plus ou moins compressible. L'inclinaison des septa sur leurs vertèbres entraîne celle des fibres nerveuses sur les septa ; mais l'inclinaison de ces fibres les rapproche les unes des autres ; les intervalles qui les séparent diminuent donc et comme cette diminution n'est pas compensée par le léger épaississement que la contraction fait subir aux fibres, l'épaisseur du segment profond se trouve elle-même amoindrie.

Le segment superficiel du myomère subit de son côté l'influence de l'inclinaison des septa. En effet, la 1re fibre à contraction maximum, figure XI, est inclinée non seulement sur les parties porfondes CE' et B'H'' des septa, comme nous venons de le voir, mais aussi sur leurs parties superficielles E'I' et H''K'', car les différents points de celles-ci sont inégalement tirés en avant par le jeu des fibres profondes ; si le point E est fortement attiré en avant et amené en E', le point I retenu par la peau à laquelle il est attaché ne se déplace que faiblement et vient occuper une position I' par exemple qui reste dans le voisinage de la direction CI qu'avait le septum au repos. Le segment rectangulaire superficiel EHIK se transforme donc en un parallélogramme E'H''I'K'' dans lequel le côté E'H'' n'est autre que la 1re fibre à contraction maximum ; celle-ci, formant l'un des côtés d'un parallélogramme, est inclinée sur les côtés adjacents E'I' et H''K''. Mais comme les fibres musculaires du segment superficiel sont toutes parallèles à la 1re fibre à contraction maximum elles sont, comme celles-ci, inclinées sur les portions de septa E'I' et H''K'' ; leur inclinaison les rapproche l'une de l'autre et diminue par suite l'épaisseur du segment superficiel du myomère.

Si l'on suppose que les septa ne subissent pas d'allongement sous l'effet des tractions des fibres musculaires, le septum CI prendra une position CE'I' telle que CE' + E'I' = CE + EI; la diminution d'épaisseur du myomère CBIK sera donnée par la droite II'. Mais il est probable que cette diminution est encore plus accusée que je ne l'indique, car bien que le point I' soit sous la dépendance de la peau, il jouit, sans doute,

d'une certaine liberté de mouvement grâce à l'élasticité du tissu conjonctif qui l'unit au derme cutané. Dans ces conditions, il obéit, dans une certaine mesure, à l'action de la fibre I'K'' qui s'exerce, comme on sait, d'avant en arrière ; cette fibre lui fait donc décrire un certain arc de cercle I'I'' ayant le point E' comme centre et la droite E'I' comme rayon ; de son côté, le point K'' décrit un arc semblable et vient se placer en K.'''. La fibre contractée I'K'' vient donc, sous l'effet de la contraction des fibres du segment superficiel, se placer en I''K''' dans une position plus rapprochée de la colonne vertébrale.

En résumé, *le jeu des fibres du segment profond d'un myomère et celui des fibres du segment superficiel concourent à rapprocher ces fibres les unes des autres et par suite à diminuer l'épaisseur du myomère, ou, d'une manière plus générale, celle du muscle latéral.*

L'examen de la figure XI nous indique encore que les 2 portions de septa CE' et B'H'' sont inégalement inclinées sur la vertèbre V^1. En effet, supposons que ces 2 septa se soient inclinés d'un angle β ; en même temps que le septum B'H'' exécutait ce mouvement, la vertèbre V^2, sur laquelle il s'insère, décrivait dans le même sens un angle α et venait se placer en B'H'' ; le septum B'H entraîné par ce mouvement prenait la position B'H'' qui fait avec la direction de la vertèbre V^1 un angle égal à $90^o - (\beta + \alpha)$, tandis que le septum CE' fait avec la même vertèbre un angle égal à 90°-β ; ce dernier angle est donc plus grand que celui formé par le septum B'H'' et comme ces 2 portions de septa sont égales, le point H'' plus incliné sur la vertèbre V^1 que le point E' en est plus rapproché. La direction de la fibre E'H'' est par conséquent inclinée de *dehors en dedans et d'avant en arrière* par rapport à la direction de la vertèbre V^1. Dans le segment superficiel E'H''I''K''' toutes les fibres étant parallèles à la 1re fibre à contraction maximum E'H'' sont inclinées également de *dehors en dedans et d'avant en arrière.* J'aurai l'occasoin de revenir plus loin sur cette disposition.

Modifications subies par le chevron quand plusieurs fibres sollicitent le septum

Les figures que j'ai données montrent que la coupe horizontale de chacun des septa à l'apparence d'un chevron dont l'angle est dirigé en avant ; c'est en effet la figure qu'emprunteraient les septa s'ils n'étaient sollicités que par les 3 fibres que j'ai envisagées : la plus profonde, la plus superficielle et la 1re à contraction maximum. Mais le nombre des fibres

d'un myomère étant beaucoup plus considérable, il en résulte des modifications importantes dans la disposition réelle que prend le septum, modifications que je vais maintenant examiner.

Je pars de l'hypothèse qu'à un moment donné le septum mobile BK prend la forme en chevron B'H''K''', figure XII. Soit un point quelconque N situé sur la branche profonde et un autre point, M, également quelconque situé sur la branche externe du chevron. Les fibres qui sont insérées en ces points tirent, l'une sur le point N d'arrière en avant, l'autre sur le point M, d'avant en arrière. Comme par hypothèse ces fibres sont égales, les forces qu'elles dégagent en se contractant sont aussi égales et peuvent être représentées par des droites de même longueur. Soit NN' cette longueur. La force NN' tirant obliquement sur le septum B'H'' auquel appartient son point d'application N peut être remplacée par ses 2 composantes ND' et ND. La 1re agit dans le sens de la droite B'H'' et tend à amener le point intial B en B', c'est-à-dire à faire tourner la vertèbre V² autour de son articulation A ; la force ND tire sur le point N perpendiculairement à B'H'' et comme B'H'' n'est pas rigoureusement rigide, mais au contraire plus ou moins extensible et élastique, cette force tend donc à faire décrire au point N un arc de cercle ayant B'N pour rayon et B' pour centre et à lui faire prendre la position x par exemple. De son côté, la force MM', qui égale NN', tire sur le point M pour l'amener dans sa propre direction, car aucune de ses composantes n'est détruite par la résistance d'un point fixe quelconque. De ces 2 points N est tiré

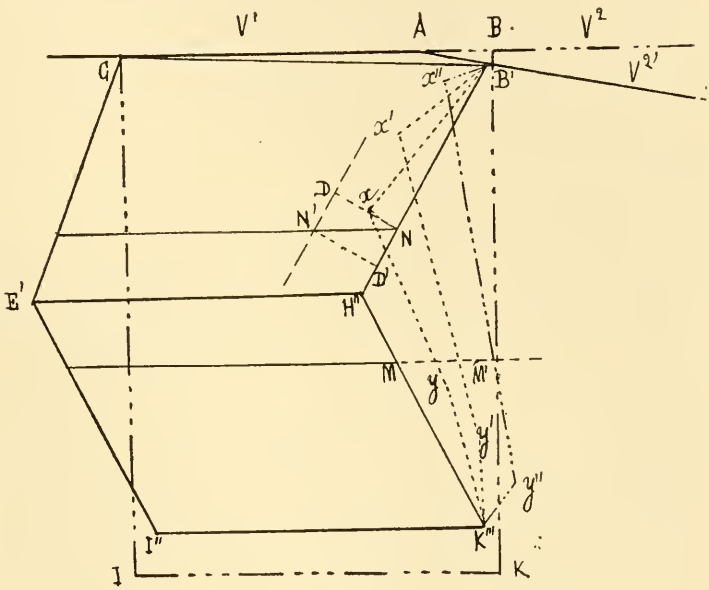


FIG. XII.

d'arrière en avant et de dehors en dedans ; M est tiré d'avant en arrière et aussi de dehors en dedans et vient se placer en un certain point y ; comme ces points appartiennent à la ligne brisée NH''M, section horizontale du septum B'H''K''' qui est membraneuse et par conséquent, comme je viens de le dire, flexible et un peu extensible, ils finiront par se trouver sur une droite telle que $x\ y$ qui sera égale à NH'' + H''M. A ce moment le chevron aura la forme d'une ligne en zigzag B'$x\ y$ K'''. Et comme les points N et M sont quelconques, ce zigzag existera également quelle que soit la position de ces points, du moins jusqu'à ce que les forces qui tirent sur le septum dans 2 sens opposés se fassent équilibre. A ce moment le septum aura une position B'$x''y''$K''' telle que les points x'' et y'' seront les points d'application de toutes les forces qui agissent sur B'x'' et la partie profonde de $x''y''$d'une part, et de l'autre sur K'''y'' et sur la partie superficielle de $y''\ x''$.

La disposition du septum en zigzag n'a rien qui puisse surprendre. En effet, il est immuablement fixé à la colonne vertébrale par son extrémité interne ; son extrémité externe, de son côté, est attachée à la peau. Elle n'est pas fixe il est vrai, mais elle ne se déplace, en avant ou en arrière de sa position au repos, que dans d'étroites limites ; en revanche, elle est attirée vers le point fixe par l'action des forces qui agissent sur les 2 faces du septum. Celui-ci, même en admettant qu'il soit inextensible et par conséquent qu'il ne subisse aucun allongement, devient en quelque sorte flottant ; il doit donc dans ces conditions, prendre sous l'effet des forces opposées qui le sollicitent une disposition en zigzag ; ou bien, si on le considère non plus sous l'apparence d'une coupe horizontale, mais dans toute son étendue, celle d'un paravent à 3 feuillets.

En résumé, les forces qui agissent sur le septum mobile BK tendent à lui faire prendre au moment de la contraction la forme fondamentale en zigzag B'$x''y''$K''' et non la simple forme en chevron B'H''K'''.

Je dis à dessein la forme fondamentale. Si l'on prend séparément chacune des portions de ce zigzag et qu'on étudie l'action des forces qui agissent sur elle, on voit que la portion profonde B'x'' tirée d'arrière en avant et de dehors en dedans ne peut être une ligne droite ; elle doit affecter la forme d'une ligne brisée à angles saillants en avant, ou mieux à cause de la petitesse des côtés de cette ligne brisée, la forme d'une courbe à convexité antérieure. Les mêmes raisons montrent que la portion superficielle K'''y'' doit être une courbe à convexité tournée en dehors et en arrière ; enfin la grande portion $x''y''$ tirée en avant dans sa partie

interne, et en arrière dans sa partie externe, doit être une ligne à double courbure de telle sorte que l'ensemble de la section horizontale doit affecter la forme générale d'un S. C'est bien en effet cette forme que nous offrent les coupes horizontales des divers septa du muscle latéral.

Les angles de la ligne en zigzag ne sont pas forcément égaux entre eux, ni même à ceux qui leur correspondent dans la série des coupes horizontales, leur développement ou plutôt leur saillie est au contraire en raison directe de l'intensité des forces qui les sollicitent. Suivant donc que la puissance de ces forces sera, en un point donné, plus ou moins grande, l'angle, en ce point, sera plus ou moins saillant. Nous allons trouver l'application de ce fait dans ce qui va suivre.

Si l'on admet pour un instant que toutes les coupes horizontales qu'on peut mener dans un septum soient semblables, leur superposition reconstituera le septum qui se présentera sous l'aspect d'une sorte de paravent à 3 feuillets bombés. Les arêtes des 2 dièdres formés par ces feuillets seront parallèles entre elles et de plus perpendiculaires aux divers plans horizontaux. Mais toutes les coupes ne sont pas semblables et de cette particularité découlent des modifications dans la direction et la disposition des arêtes, et par suite dans celle des faces des 2 dièdres.

Influence du septum horizontal sur la contraction des fibres placées dans son voisinage

Chez les 1ers représentants du type poisson, vraisemblablement, et, en tout cas, chez les tout jeunes embryons des poissons osseux, les myomères primitifs sont séparés les uns des autres par des cloisons membraneuses, planes, perpendiculaires tout à la fois à la colonne vertébrale et au septum horizontal, étendu, comme on le sait, entre les 2 moitiés dorsale et ventrale du muscle latéral.

L'intersection de ce septum horizontal et d'un septum transversal quelconque est donc une droite perpendiculaire à l'axe vertèbral, telle que BK de la figure XIII. Il est évident que cette intersection n'est sollicitée par aucune force puisqu'elle est contenue dans le plan fibreux du septum horizontal ; mais si l'on mène tangentiellement à ce septum un plan qui lui soit parallèle et qui contienne des fibres musculaires, ce plan coupera chaque septum transversal suivant une droite qui sera parallèle à BK et en sera très voisine. On peut, sans grand inconvénient, supposer que ces 2 intersections se confondent ; c'est ce que je ferai dans la suite de ma démonstration.

Les fibres CB, EH, IK contenues dans le plan tangentiel au septum horizontal, tirant sur l'intersection BK devraient lui faire prendre, pour les raisons invoquées précédemment, la disposition en chevron indiquée par la ligne brisée B'H''K''' de la figure XIII. Mais cette disposition n'est possible que si la droite BK est libre entre ses 2 points d'attache, et ce n'est pas le cas ici puisque cette droite est engagée dans le septum horizontal. Celui-ci, comme toutes les membranes minces, est élastique et extensible lorsque les forces qui agissent sur lui ont une direction perpendiculaire à son plan, il l'est beaucoup moins lorsqu'elles agissent parallèlement à ce plan, car elles ont alors à vaincre la résistance que leur opposent les éléments dont il est formé. Il est évident que cette résistance est d'autant plus grande que le plan est plus rigide. Or le jeu des myomères a pour effet de diminuer la rigidité du septum horizontal et de faciliter par là même la flexibilité de la droite BK. En effet, lorsque les fibres d'un myomère se contractent, elles rapprochent en se raccourcissant les bases des 2 septa entre lesquels elles sont comprises, et de ce fait la portion de septum horizontal qui les réunit diminue de tension. La droite BK sollicitée d'avant en arrière par des forces sensiblement parallèles et d'égale intensité a donc plus de facilité pour refouler devant elle ou entraîner à sa suite les éléments du septum horizontal qui s'opposent à son déplacement. Mais n'oublions pas que cette facilité est toute relative ; l'élasticité propre à l'intersection BK est faible et cette droite, fixée à ses 2 extrémités peut être comparée à une tige rigide et flexible soumise à l'action de forces parallèles et de même sens. Elle prendra la forme d'une courbe à peu près régulière, à convexité tournée en avant,

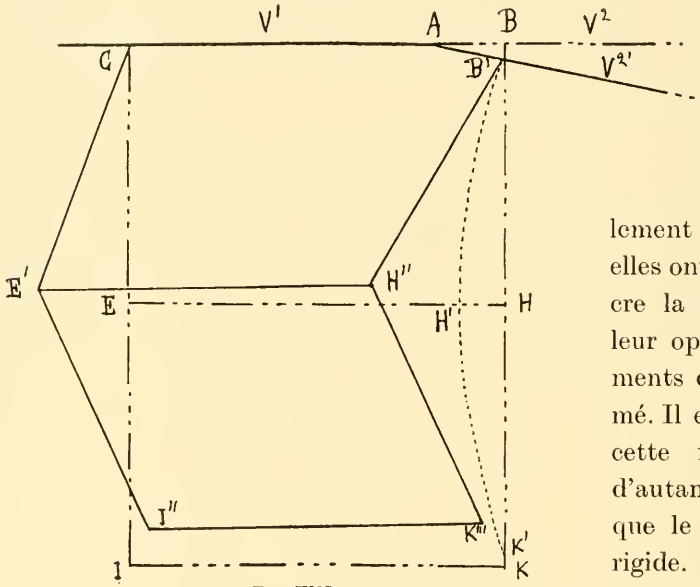


Fig. XIII.

pourvu que ses 2 points d'attache ne soient pas absolument fixes. Or l'extrémité interne B de notre intersection est située sur la vertèbre correspondante, qui tourne, comme on sait, d'un certain nombre de degrés autour de la vertèbre précédente. Le point B se trouve ainsi porté de dedans en dehors et d'arrière en avant, et par suite se rapproche de l'autre extrémité K. Quant à ce dernier point, il présente encore moins de fixité que le point B. Situé en effet, au contact de la peau, il en subit les fluctuations ; il s'éloigne ou se rapproche de la colonne vertébrale en même temps qu'elle. Nous avons vu que la contraction d'un myomère a justement pour effet de rapprocher la peau de la colonne vertébrale. A ce moment, le point K se trouve donc attiré de dehors en dedans et vient par exemple en K' et comme en même temps le point B est porté de dedans en dehors par le mouvement de rotation de la vertèbre à laquelle il est attaché, les 2 points B et K se rapprochent l'un de l'autre ; la droite BK devient en quelque sorte flottante et les forces qui l'actionnent lui impriment une forme arquée, telle que B'H'K'.

Il suffit d'examiner, sur un poisson adulte, les intersections du septum horizontal et des septa transversaux pour constater la réalité de leur courbure, que les contractions répétées du muscle latéral ont rendues définitives.

Pour les mêmes raisons, l'extrémité externe de cette courbure finit par se maintenir dans la position où l'amenait au début chaque contraction du myomère. Elle occupe le fond d'une dépression en gouttière que, de concert avec les parties voisines des septa transversaux, elle contribue à former entre la partie dorsale et la partie ventrale du muscle latéral.

On peut déduire de la disposition que prend l'intersection BK de chaque septum transversal avec le septum horizontal que très vraisemblablement *aucune des fibres musculaires qui la sollicitent ne se contracte au maximum* et que par conséquent *toutes tirent sur elle dans le même sens, d'arrière en avant.*

Ainsi donc, l'intersection BK ne prend pas, pendant la contraction des fibres musculaires du myomère, la forme en zigzag qu'offre en général toute section du septum transversal par un plan horizontal.

On peut en dire autant des sections les plus voisines du septum horizontal. Quant à celles qui sont plus éloignées, bien qu'elles paraissent être libres de toutes relations avec le septum horizontal, elles sont en réalité, sous sa dépendance plus ou moins immédiate.

Chapitre VI

MODE DE CONTRACTION DES MUSCLES SOMATIQUES (*Suite*)

De l'action des fibres sur les diverses régions des septa

Soit la figure XIV dans laquelle AB et AC représentent les sections du septum horizontal et d'un septum transversal par un plan parallèle au plan sagittal ; il est par conséquent perpendiculaire au septum horizontal. D est le point d'application d'une force née de la contraction d'une fibre musculaire DE contenue dans le plan des 2 sections et qui tire le point D dans la direction DE. Ce point appartenant au septum transversal AC est invariablement lié au point A ; s'il cède à la traction de la force DE, au lieu de suivre la direction rectiligne de cette droite, il décrira autour du point A comme centre avec AD pour rayon, un arc de cercle sur lequel il viendra occuper la position D' par exemple. Mais peut-il céder à la traction ? Le septum AC est fixé par l'une de ses extrémités A, au septum horizontal AB ; par l'autre C à la peau. L'effort que la force DE exerce en D se transmet également à toute la droite AC, et, par l'intermédiaire des points A et C, au septum horizontal et à la peau. Ces 2 organes, étant élastiques et flexibles, cèdent à l'effort et tendent à se porter en avant ; mais la direction de la force qui les sollicite étant parallèle au plan horizontal et parallèle ou sensiblement parallèle à la région de la peau où s'insère le point C, leur élasticité dans ce sens est très réduite et leur déplacement en avant sera par conséquent peu considérable. Le point D au contraire étant libre de toute adhérence et appartenant à une droite non rigide, mais élastique et extensible, peut se porter dans la direction de la force si la droite AC à laquelle il appartient peut s'allonger ou si ses 2 extrémités peuvent se rapprocher l'une de l'autre et lui donner ainsi un peu de flottement. Or la droite AC est d'autant plus élastique et flexible que la force DE agit dans un plan perpendiculaire

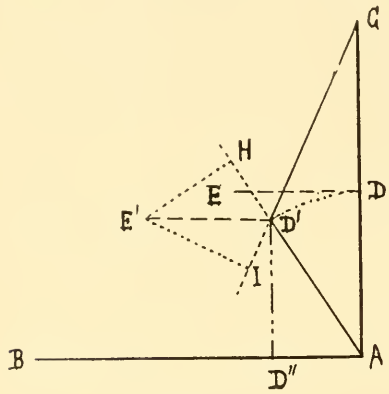


Fig. XIV.

à sa direction ; cette droite prendra la forme d'une ligne brisée et le point D maintenu à une distance à peu près constante de A se déplacera suivant un arc DD' qui a pour centre le point A et pour rayon la distance AD. Mais dans toutes les positions qu'occupe successivement le point D quand il passe de D en D', la force qui agit sur les points A et C se modifie. En effet, examinons une position quelconque de ce point. Soit D'. La force D'E' qui agit sur ce point peut être décomposée en 2 autres dirigées suivant AD' et CD'. La 1re, D'H située sur la droite AH peut avoir son point d'application transporté en A ; ce dernier, est donc sollicité par la force D'H de bas en haut et d'arrière en avant et devrait se porter vers le point D' ; mais en même temps, il subit l'action d'une autre force appartenant à la partie ventrale du muscle latéral qui tire sur lui de haut en bas et d'arrière en avant. Le point A est donc sollicité d'une part par deux forces qui agissent suivant 2 sens opposés et se neutralisent ; il reste par conséquent dans le plan du septum horizontal ; mais comme d'autre part, ces mêmes forces le tirent d'arrière en avant, elles concourent à l'entraîner dans la direction AB, du moins jusqu'à la limite d'élasticité du septum, élasticité peu accusée ici puisque la force qui agit sur les fibres conjonctives se manifeste dans leur plan.

La seconde composante D'I peut avoir son point d'application D' transporté en C. Comme ce point est exclusivement sollicité par la force D'I et qu'il n'éprouve d'autre résistance que celle de la peau, à laquelle il est attaché, celle-ci, élastique et extensible, cède à la traction du point C qui se porte en avant, dans la mesure de l'élasticité de la peau, en même temps qu'il refoule devant lui les éléments compressibles du myomère pour se rapprocher du plan du septum horizontal. La distance entre les 2 points A et C diminue ainsi et permet à l'intersection AC, même en l'absence de toute extensibilité, de prendre la forme d'une ligne brisée CD'A.

Ainsi à la fin de la contraction de la fibre DE, le point D viendra occuper une position D' plus voisine du septum horizontal AB que celle qu'il occupait au repos, et telle que sa projection sur AB soit en un point D'' situé en avant de A. Le point D étant quelconque, il en sera de même pour toutes les positions qu'il peut occuper sur l'intersection AC. La seule particularité qu'il y ait lieu de signaler c'est que le sommet de la ligne brisée CD'A peut avoir sa projection plus ou moins rapprochée de A suivant le lieu où se trouve sur AC le point d'application D de la force DE. Il existe sur cette droite une position et une seule pour laquelle

le point D vient occuper une position D' telle que sa projection sur AB soit plus éloignée de A que pour toute autre position. Les projections de toutes les autres positions de D sont comprises entre cette position maximum D'' par exemple et le point A et elles sont d'autant plus voisines de A que le point D est lui-même plus rapproché de A ou de C.

Si l'on considère l'une quelconque de ces positions, on voit que les fibres qui tirent sur la partie inférieure AD' de la ligne brisée ont toutes à lutter contre la résistance que leur oppose le point A ; elles sont donc sous la dépendance du septum horizontal; de même celles qui agissent sur la partie supérieure CD' luttent contre la résistance du point C et sont ainsi sous la dépendance de la peau. Cette dépendance va naturellement en s'atténuant à mesure que le point d'application de la force s'éloigne du point de résistance.

Ceci établi, si l'on veut avoir une opinion plus nette de la forme que prend le septum transversal sous l'action des forces qui le sollicitent, il faut l'examiner non sur des coupes, mais dans son ensemble.

Nous savons que le jeu de ces forces subdivise le septum en 2 segments, l'un profond, voisin de la colonne vertébrale ; l'autre superficiel, situé latéralement ; ces 2 segments ne sont séparés l'un de l'autre que par une ligne virtuelle formée par les points d'insertion des 1res fibres à contraction maximum. Comment se comporte cette ligne ? Si le septum, auquel on peut reconnaître une forme fondamentale rectangulaire, était rigide et libre dans toute son étendue, sauf à son bord interne, fixé à la vertèbre correspondante, il est évident que la ligne des points d'insertion des fibres à contraction maximum serait une droite perpendiculaire aux grandes bases du rectangle ; mais sur tout son pourtour il est fixé soit à la colonne vertébrale, soit au septum horizontal, soit à la peau ; il est donc entravé dans ses mouvements par ses connexions avec les organes que je viens de citer. Je ne m'occuperai pas de son insertion sur la colonne vertébrale, qui est d'une grande fixité ; son insertion sur le septum horizontal est en partie tirée en avant par les fibres du segment profond et en partie en arrière par les fibres du segment superficiel. Je laisserai de côté pour l'instant l'examen du segment superficiel et je vais rechercher l'influence que les rapports qui existent entre le septum transversal et le septum horizontal peuvent avoir sur la délimitation des 2 segments du 1er de ces septa.

La base du septum transversal n'est autre chose que l'intersection de ce septum avec le septum horizontal. Quand les fibres musculaires

tirent sur cette base d'arrière en avant, elles tendent à entraîner à leur suite non seulement la base du septum transversal, mais aussi les éléments constitutifs du septum horizontal. Ces éléments sont élastiques et extensibles, mais ces propriétés sont surtout développées, comme je l'ai déjà dit, lorsque la force qui tire sur eux agit perpendiculairement à leur longueur. Or dans le cas présent, la traction s'opère dans le plan du septum horizontal et les éléments, qui, dans ce sens, n'offrent que le minimum d'élasticité, se trouvent plutôt pressés les uns contre les autres qu'étirés par les contractions des fibres du myomère. Après avoir cédé, dans une faible mesure, à la traction musculaire, ils finissent par lui opposer une grande résistance et empêchent ainsi la base du septum transversal de se porter en avant aussi loin qu'elle le ferait si elle était libre. Elle prend sous l'action des forces qui tirent sur elle, une forme arquée dont le maximum de courbure correspond au milieu de sa longueur (fig. XIII, B'H'K'). On comprend que dans ces conditions, les fibres musculaires qui tirent sur cette base ne puissent atteindre le maximum de leur contraction, ou si quelques-unes l'atteignent, ce seront celles qui sont situées au voisinage de la paroi latérale. Le point d'insertion de la 1re fibre à contraction maximum se trouve donc, à ce niveau, reporté vers le dehors.

Si l'on considère les diverses sections du septum transversal obtenues par une série de plans parallèles au septum horizontal, ces sections seront, comme on peut s'en rendre compte en étudiant la figure XIV, de plus en plus indépendantes de ce dernier septum. Elles cèderont donc de plus en plus facilement à la traction des fibres musculaires, et par conséquent la 1re fibre à contraction maximum se rapprochera graduellement de la colonne vertébrale. On peut conclure de là que la ligne d'insertion des 1res fibres à contraction maximum est inclinée de dehors en dedans et de bas en haut, subdivisant le septum rectangulaire en 2 segments triangulaires ou tout au moins trapézoïdes. Le segment profond a donc la forme d'un triangle ou d'un trapèze dont la grande base est dans le plan du septum horizontal. Les fibres qui s'insèrent sur lui et le tirent d'arrière en avant et de dehors en dedans, comme nous l'avons vu, étant toutes sensiblement parallèles entre elles, ont une résultante unique dont le point d'application est situé au centre de gravité du segment. Or comme ce dernier a la forme d'un trapèze, son centre de gravité est situé sur la droite qui joint le milieu des 2 bases. Il en est naturellement de même de tous les petits trapèzes partiels qu'on pourrait obtenir en coupant le

trapèze entier par des plans parallèles à ses bases. On peut donc considérer la droite qui joint le milieu de ces 2 bases comme le lieu géométrique des points d'application des résultantes partielles des forces qui sollicitent le segment profond du myomère. Ce lieu géométrique est en même temps le lieu des plus grandes flexions du septum ; le segment profond du septum doit donc présenter du milieu de sa petite base au milieu de sa grande base une crête saillante en avant, correspondant aux points d'insertion des résultantes partielles des forces qui l'actionnent : c'est l'arête du dièdre interne dont il a été question précédemment.

Cette crête résulte de la flexibilité et de l'extensibilité des éléments du septum, qui sont tirés dans un sens, à peu près perpendiculaire à leur longueur. Or, on peut, je crois, considérer comme évident que la flèche qui mesure le degré de courbure de ces éléments est proportionnelle à leur longueur : la saillie de la crête doit donc aller en augmentant de la petite base vers la grande base. Mais nous avons vu, (figure XIV) que les 2 bases sont en connexion, l'une avec le septum horizontal, l'autre avec la peau, et que de ce fait, elles n'ont pas la possibilité de se fléchir et de s'étirer comme les parties intermédiaires du septum. Le maximum de flexion et d'extensibilité se trouvera, d'après les lois de la mécanique, au niveau du centre de gravité du trapèze qui constitue le segment profond du septum. Ainsi, sous l'action des forces qui tirent sur lui, ce segment doit prendre la forme d'un cône où, plutôt, d'une pyramide dont le sommet est dirigé en avant, de dehors en dedans et un peu de haut en bas.

J'ai implicitement supposé, dans ce qui précède, que le 4e côté du trapèze, celui qui est formé par les points d'insertion des 1res fibres à contraction maximum était fixé ; j'y reviendrai un peu plus loin.

Le segment superficiel qui, lui, est tiré d'avant en arrière et un peu de dehors en dedans, a également la forme d'un trapèze, mais il est placé en sens inverse de celui qui forme le segment profond, c'est-à-dire que sa petite base répond au septum horizontal et sa grande base à la peau dans la région dorsale. Il est évident que les fibres musculaires qui le sollicitent produisent des effets analogues à ceux des fibres qui tirent sur le segment profond ; il se forme donc dans le segment superficiel, mais cette fois-ci dirigée en arrière, une crête qui répond à la ligne joignant les milieux des 2 bases du trapèze. Le point le plus saillant de cette crête correspond au centre de gravité du trapèze. Il forme le sommet d'un cône ou d'une pyramide dirigé en arrière et de dehors en dedans. La crête dont

il fait partie constitue l'arête du 2e dièdre, ou dièdre externe dont il a été parlé ci-dessus.

La face externe du dièdre interne a pour limite le lieu des points d'insertion des 1res fibres à contraction maximum ; la face interne du dièdre externe a également pour limite ce même lieu et comme les forces qui tirent sur chacune de ces faces sont sensiblement parallèles et agissent dans 2 sens différents, elles amènent ces faces dans le même plan. Les 2 dièdres ont, par conséquent, une face commune, contenant le lieu d'insertion des 1res fibres à contraction maximum ; ils constituent donc par leur réunion le paravent à 3 feuillets que j'ai précédemment signalé

Formation des cônes de traction

Mais ce paravent subit dans sa forme des modifications profondes dues aux variations de flexibilité et d'extensibilité que présentent les éléments du septum par suite des connexions que ce dernier contracte avec les organes voisins. Ainsi, l'arête de chaque dièdre présente un maximum de saillie au voisinage du centre de gravité du segment correspondant du septum ; de plus les nombreuses forces qui tirent sur les faces du dièdre les transforment en surfaces courbes et l'ensemble de ces modifications doit imprimer au dièdre théorique la forme d'une pyramide à faces convexes ; néanmoins comme les arêtes de cette pyramide sont très peu saillantes, on peut la considérer comme un cône ainsi que je l'ai déjà fait précédemment.

Donc le paravent à 3 feuillets se trouve remplacé par 2 pyramides placées côte à côte, mais disposées en sens inverse de chaque côté d'une face commune. La pyramide inférieure et interne, voisine du septum horizontal, a son sommet dirigé en avant et en dedans ; sa base est donc ouverte en arrière. La pyramide supérieure et externe a son sommet dirigé en arrière ; sa base s'ouvre conséquemment en avant. La 1re est solidement fixée par sa base. En effet, inférieurement, celle-ci est attachée au septum horizontal dont les éléments, comme nous l'avons vu, ne peuvent se déplacer que faiblement lorsqu'ils sont sollicités par des forces qui agissent dans le plan de ce septum ou dans un plan voisin et sensiblement parallèle ; du côté interne, la base s'insère sur la vertèbre et résiste encore mieux que dans le cas précédent aux tractions des forces qui tirent sur elle ; enfin du côté latéro-dorsal, la base est formée par la ligne d'insertion des 1res fibres à contraction maximum, et comme cette

ligne appartient à la face commune aux 2 pyramides, et qu'elle est tirée en avant et en arrière par des forces opposées égales, elle demeure en quelque sorte immobile. Les fibres musculaires qui s'insèrent sur les faces de cette pyramide profonde ne peuvent guère, dans ces conditions, en modifier sensiblement la forme fondamentale. Il en va tout autrement de la pyramide superficielle. Sa base est insérée, du côté interne, sur la face commune aux 2 pyramides : c'est la ligne d'insertion des 1res fibres à contraction maximum ; elle est presque immobile, comme je viens de l'indiquer ci-dessus. Inférieurement, elle s'appuie sur la partie externe du septum horizontal ; latéralement et dorsalement, elle est fixée à la peau. Or celle-ci est élastique, flexible et extensible ; lorsque les fibres musculaires tirent d'avant en arrière sur les faces de la pyramide externe, la partie de la base de cette pyramide qui est fixée à la peau, depuis le septum horizontal jusqu'à la colonne vertébrale, tire sur cette peau, l'infléchit, l'étend et prend par suite une forme incurvée en rapport avec le mode d'action des forces qui la sollicitent. Or pour mieux expliquer cette action, telle que je la conçois, et les conséquences qu'on en peut déduire, je prends un myomère primitif, n'ayant pas encore fonctionné et je lui suppose la forme d'un parallélipipède rectangle perpendiculaire à l'axe vertébral. C'est d'ailleurs ainsi que se présentent chez le jeune embryon les protovertèbres d'où dérivent les muscles latéraux.

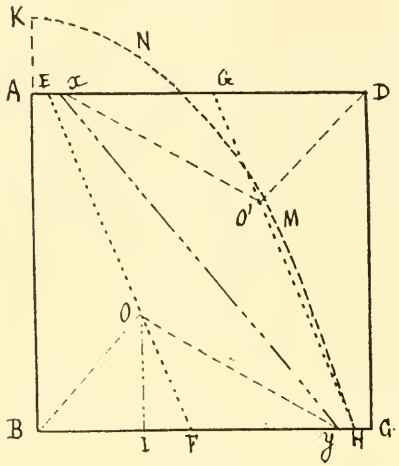


FIG. XV.

Soit la figure XV qui représente une section transversale du myomère, ou tout simplement l'un des 2 septa sur lesquels s'insèrent les fibres du myomère. Je le suppose carré. Le lieu des points d'insertion des 1res fibres à contraction maximum est par exemple la ligne $x\ y$; elle partage le septum ABCD en 2 segments, l'un profond et interne AB $x\ y$; l'autre superficiel et externe $x\ y$ CD. Le 1er a son centre de gravité en O ; ce sera le point d'application de la résultante des forces qui tirent sur ce segment d'arrière en avant, et, d'après ce qui a été dit précédemment, à ce point correspondra le sommet de la pyramide formée par le concours de la trac-

tion des fibres musculaires et de la flexibilité et de l'extensibilité de la portion AB x y du septum. Le point O, qui forme le sommet de la face BOy de la pyramide profonde, est sous la dépendance du septum horizontal BC auquel cette face est attachée ; dans son mouvement en avant, le point O devra, se rapprocher de ce plan ; sa distance à ce plan sera donc moindre que la longueur OI (fig. XV) de la perpendiculaire abaissée de O dans le plan du septum ABCD sur la section BC du septum horizontal. Quant à la base de la pyramide, elle restera à peu près telle que l'indique la figure, car le côté interne AB de cette base est inséré sur la colonne vertébrale et pour ainsi dire immuable ; le côté profond By appartenant au septum horizontal, ne subira qu'une légère déformation ; le côté x y, ligne des points d'insertion des 1res fibres à contraction maximum, est peu mobile, car il est situé dans le plan EFHG, qui constitue la face commune aux 2 pyramides et est tiré également en avant et en arrière par les forces qui agissent sur ce plan ; quant au 4e côté A x, fixé à la peau, il ne modifie que dans une faible mesure la forme de la base de la pyramide. En effet, le point E, comme tous les points de la droite EF qui joint les milieux des 2 bases parallèles A x et B y du trapèze AD y x, participe à la formation de l'arête saillante à laquelle appartient le point O sommet de la pyramide. Dans son déplacement il se porte en avant, mais de fort peu car il est relié au point fixe A et c'est autour de ce point comme centre qu'il se déplace en décrivant un arc de cercle qui a pour rayon la droite AE ; la partie Ex qui appartient à la face commune EFHG se porte au contraire d'avant en arrière et de dehors en dedans de telle sorte que le côté A x forme une ligne brisée dont le sommet E est dirigé en avant ; mais ce côté A x étant le plus petit des côtés de la base de la pyramide ne modifie que légèrement la forme du contour de cette base.

Dans la pyramide superficielle les modifications sont beaucoup plus profondes. Tout d'abord quand le point E se porte en avant et en dedans il entraîne à sa suite les points x, G et D ; le point D, pour ne parler que de celui-là se trouve donc légèrement rapproché de la colonne vertébrale et CD cesse d'être perpendiculaire sur BC ; par la même raison, le centre de gravité O' du trapèze x y CD se trouve également rapproché de la colonne vertébrale. Nous allons voir qu'il s'en rapproche davantage. Si le segment superficiel du septum transversal restait tel que le montre la figure XV en x y CD, il se formerait suivant HG, droite qui joint les milieux des côtés parallèles du trapèze, une arête saillante en arrière,

sur laquelle se trouverait le centre de gravité O' de la figure, centre auquel correspondrait le sommet de la pyramide externe. Or quand les fibres qui s'insèrent sur la portion de septum xO'D tirent celle-ci en arrière, la ligne d'insertion xD qui est fixée à la peau, cède à la traction et décrit une courbe à convexité postérieure ; mais le point x de cette ligne d'insertion est à peu près fixe, tandis que le point D est mobile ; cette ligne x D incurvée tournera autour de x ou plutôt de E et le point D se trouvera tiré en arrière et en dedans et se rapprochera de la colonne vertébrale. En même temps, les fibres qui tirent sur la portion de segment DO'C amèneront l'insertion CD en dedans vers la colonne vertébrale, le point C peu mobile, ne se déplaçant que sur une faible distance, comme je vais le montrer tout à l'heure, et le point D, au contraire, entraîné en arrière et en dedans par les 2 systèmes de forces appliquées sur les faces x O'D et DO'C de la pyramide. Or ce point D est le sommet de l'angle CDx dont les côtés ne sont pas rigides, les tractions qui s'exercent sur eux et leur incurvation qui en est la conséquence, détruisent cet angle et transforment la ligne brisée CDx en une ligne courbe. La forme de la base de la pyramide primitive se trouve complètement modifiée. Elle s'allonge de bas en haut et se rétrécit de dehors en dedans ; il en résulte que l'arête HG se déplace, ainsi que le centre de gravité de la figure. Celui-ci se trouve reporté de bas en haut et de dehors en dedans. De plus, quand l'insertion CD du septum se porte en arrière et en haut, elle tire sur le point C et naturellement sur la petite base yC du trapèze x y CD. Or cette base est soudée sur le septum horizontal. Comme le même fait se passe dans la moitié inférieure du muscle latéral, le septum horizontal se trouve tiré dans 2 sens opposés ; ses éléments conjonctifs constitutifs se dédoublent : une partie s'attache à la moitié dorsale du myomère et suit le point C, qui décrit de bas en haut un arc de cercle avec y C ou plutôt avec HC pour rayon. En effet y H appartient à la face commune EFHG des 2 pyramides, face qui est comprise entre les 2 arêtes FE et HC. Or nous avons vu que cette face était maintenue rigide par l'action opposée des forces qui tirent sur elle ; l'autre partie s'attache à la moitié ventrale du muscle latéral et se comporte comme la 1re. Il se forme ainsi entre les 2 moitiés dorsale et ventrale de chaque muscle latéral un sillon plus ou moins profond que vient occuper un muscle particulier, le muscle rouge ou muscle de la ligne latérale.

A la longueur de la ligne brisée xDC, qui formait primitivement le contour extérieur du segment superficiel du septum transversal,

s'ajoute donc la longueur y C du septum horizontal, de telle sorte que le bord externe du septum transversal, transformé en une ligne courbe, a au moins une longueur égale à la ligne brisée y CDx. Or cette ligne brisée est évidemment plus longue que la droite x y qui en joint les 2 extrémités et comme, par le jeu des forces musculaires, elle est amenée de bas en haut et de dehors en dedans, elle devra s'élever au-dessus de la pyramide profonde, la couvrir et la coiffer en prenant par exemple une disposition telle que HMNK. Le centre de gravité de la nouvelle figure du segment superficiel xyHMNKEx se trouvera plus rapproché de la colonne vertébrale et reporté plus dorsalement. Et comme le sommet de la pyramide correspond sensiblement au centre de gravité de sa base, le sommet de la pyramide superficielle sera donc moins éloigné de la colonne vertébrale et situé beaucoup plus dorsalement que le sommet primitif O'.

Dans ce qui précède, je ne me suis préoccupé que du contour x y CD du septum transversal, comme si ce contour était indépendant du septum lui-même. Mais en réalité, c'est celui-ci tout entier qui s'est modifié sous l'action des fibres musculaires. Ces fibres tirant de bas en haut et de dehors en dedans ont entraîné avec elles les éléments constitutifs du septum. Celui-ci s'est par conséquent trouvé étiré et allongé dans le même sens, tandis que par une sorte de balancement compensateur, il se rétrécissait dans le sens opposé pour conserver à peu près la même surface.

Ce changement dans la forme du segment superficiel du septum transversal amène naturellement des modifications corrélatives dans les rapports réciproques des fibres musculaires qui s'insèrent sur lui. Celles-ci sont toutes plus ou moins attirées de bas en haut et de dehors en dedans ; leurs bases d'insertion décrivent dans leur mouvement des courbes concentriques et parcourent des distances d'autant plus grandes qu'elles sont plus éloignées du centre. Elles subissent une sorte de migration qui les rapproche de la colonne vertébrale et les éloigne du septum horizontal. Le résultat de ce mouvement est de diminuer l'épaisseur du segment superficiel du myomère et d'en reporter la masse principale du côté dorsal de la colonne vertébrale. Là, chaque septum rencontre celui qui lui est symétriquement opposé, dans l'autre muscle latéral, se soude à lui et le prend comme point d'appui quand la contraction des fibres du myomère tire en arrière tout le segment superficiel du septum. Et comme ce segment est attaché, en dehors, au septum horizontal, les fibres musculaires, en le tirant, lui font prendre la forme d'un dièdre à

arête postérieure, dont la face interne est dirigée d'avant en arrière et de dedans en dehors. Or chacune des forces qui agissent sur cette face peut être décomposée en 2 autres, l'une perpendiculaire au plan, l'autre contenue dans le plan même de cette face. Le point d'application de celle-ci, seule agissante, peut être transporté en un point quelconque du plan, supposé rigide, pourvu que ce point soit situé dans le prolongement de la force. Si l'on admet que ce point est à l'intersection des 2 septa symétriques, cette intersection sera le lieu des points d'application des forces qui tirent sur chacun d'eux. Il sera donc 2 fois plus sollicité qu'aucun des autres points de ces septa. C'est en ce lieu que se formera, pour s'opposer aux tractions des fibres musculaires, un organe résistant : l'apophyse qui surmonte et relie les arcs vertébraux. Le segment superficiel du segment transversal possède donc désormais, dans cette apophyse, un point d'appui solide, qui lui manquait dans sa position primitive.

Envisageons maintenant, dans leur ensemble, les forces qui tirent sur ce segment de septum. Leur action s'exerce plus ou moins normalement à la surface d'une membrane flexible et extensible ; celle-ci doit donc céder à la traction de ces forces et présenter le maximum de flexion au point d'application de la résultante de toutes les forces, c'est-à-dire au centre de gravité du segment de septum. Ce centre de gravité, attiré en arrière, forme le sommet d'une pyramide dont la base ouverte en avant s'attache : inférieurement, au lieu des points d'application des 1res fibres à contraction maximum, situé, comme on sait, sur la face commune aux 2 pyramides ; intérieurement, à l'apophyse épineuse ; latéralement et dorsalement, à la peau. La ligne des points d'application des 1res fibres à contraction maximum étant tirée également en avant et en arrière, la partie de la base de la pyramide qui s'y insère est fixe ; celle qui s'attache à l'apophyse épineuse est en partie mobile. En effet, cette apophyse implantée par sa base au point de jonction des 2 arcs neuraux, est libre dans le reste de son étendue. C'est une simple tige, solide, mais flexible. Quand le septum, qui s'y soude, est tiré en arrière par la traction des fibres musculaires du myomère correspondant, il infléchit l'apophyse, l'entraîne dans son mouvement et lui fait prendre une position d'autant plus inclinée que l'effort qui s'exerce indirectement sur elle est plus considérable. Quant au reste de la base de la pyramide, il est représenté par l'intersection du septum avec la peau. Celle-ci étant flexible et extensible n'offre pas une bien grande résistance aux déplacements du sep-

tum ; nous pouvons en faire abstraction et ne nous occuper que de l'intersection même.

Celle-ci est directement sollicitée par les fibres qui s'insèrent sur elle ; mais elle subit en outre, indirectement, l'influence des fibres voisines et nous devons en tenir compte. En effet, si les 1res fibres agissaient seules sur l'intersection supposée détachée du reste du septum, et libre par conséquent, elle prendrait sous leur action la forme d'un arc dont le sommet serait au milieu de sa longueur, c'est-à-dire au milieu de la distance courbe qui sépare ses 2 points d'attache : la ligne latérale, d'une part ; l'extrémité de l'apophyse épineuse, de l'autre. En réalité cet arc aurait la forme d'un V ouvert en avant et à branches recourbées dans le même sens. Mais à l'action de ces fibres s'ajoute celle, presque égale, des fibres situées dans le plan inférieur contigu ; puis celle, de plus en plus faible, des fibres des plans consécutifs suivants. Cette intersection est donc sollicitée par plusieurs groupes d'actions dont je vais essayer d'analyser les effets.

Inscriptions tendineuses

Je rappelle que le segment superficiel du septum présente, après sa migration (figure XV) une région étroite du côté latéral et une région large près de la colonne vertébrale. C'est donc au voisinage de la ligne latérale que le segment superficiel du septum contient le plus petit nombre de couches de fibres musculaires ; c'est là que l'effort est le plus faible. Aussi l'intersection se déplace-t-elle peu en arrière dans cette région. Mais plus on s'éloigne de la ligne latérale pour se rapprocher de la colonne vertébrale, plus le segment superficiel du septum s'élargit, plus s'accroît le nombre des couches de fibres, et comme conséquence plus augmente l'importance de la traction des fibres musculaires sur l'intersection du septum. Celle-ci prend donc à partir de la ligne latérale la forme d'une courbe ouverte en arrière. Mais tandis que les choses se passent ainsi du côté de la ligne latérale, l'intersection est sollicitée du côté de la colonne vertébrale par de nombreuses fibres qui tirent fortement sur elle dès son insertion sur l'apophyse épineuse et tendent à l'appliquer sur la colonne vertébrale. Mais les forces qui tirent sur son autre extrémité, du côté de la ligne latérale s'y opposent et l'attirent vers elles, jusqu'à ce que l'équilibre s'établisse entre les 2 groupes de forces antagonistes. A ce moment, l'intersection prend la forme d'un V ouvert en avant ; les fibres musculaires qui forment le groupe interne étant plus abondantes, pour une

longueur donnée du septum, que celles du groupe externe, les branches du V sont inégales, la plus courte correspondant au groupe interne:

L'Inscription tendineuse doit donc se montrer à la surface du muscle latéral sous l'apparence d'un V dont la branche droite, la plus courte, est presque droite, ou, plus exactement, légèrement infléchie en avant, formant ainsi une ligne de faible courbure, ouverte en arrière et en dedans; la branche gauche, plus longue, forme au contraire une courbe accentuée, ouverte en dehors et en arrière et dessine avec la partie de la ligne latérale située en avant de leur point de rencontre un angle droit ou obtus. Cette Inscription tendineuse de la région épiaxiale du muscle latéral jointe à celle qui lui correspond dans la partie hypoaxiale du même muscle dessine bien le ς dont il a été question précédemment.

Pour arriver à ce résultat, j'ai supposé que l'Inscription tendineuse était libre et séparée du septum, dont elle constitue la limite externe ; mais qu'elle soit libre ou qu'elle reste adhérente au septum, elle se comportera exactement de la même façon ; il en sera de même de toutes les sections que l'on pourrait mener, parallèlement à cette Inscription tendineuse, à travers ce septum et qui le subdiviseraient en autant de lanières actionnées chacune par une couche correspondante de fibres musculaires. Chaque lanière subirait l'action de ces fibres et prendrait sous leur effort une disposition en rapport avec l'intensité des forces émanées de chacune d'elles ; n'oublions pas que cette intensité, que l'on peut théoriquement supposer égale pour toutes les fibres, subit des modifications dues à diverses causes et en particulier à l'angle d'incidence de la traction par rapport à la direction de la lanière, au plus ou moins grand nombre de fibres agissant sur une portion donnée du septum et enfin au degré de dépendance de la région considérée de ce septum par rapport à ses divers points d'attache. Il y aura donc des parties du septum qui seront fortement tirées en arrière, d'autres moins, certaines le seront en dehors, d'autres en dedans etc., de sorte qu'en fin de compte la portion externe d'un septum offrira la forme fondamentale d'une pyramide ou d'un cône à sommet dirigé de dehors en dedans et d'avant en arrière et situé plus ou moins près de la colonne vertébrale sur laquelle s'appuiera une partie de sa base.

En résumé, chaque septum, primitivement plan et perpendiculaire à l'axe vertébral, prend, sous l'action des fibres musculaires qui le sollicitent, une forme très compliquée qui peut être ramenée à la disposition fondamentale suivante : 2 cônes ou pyramides à angles faiblement

saillants, sont placés tête-bêche de chaque côté d'une face commune, l'un à sommet tourné en avant, l'autre à sommet dirigé en arrière. Le 1er comprend la portion inférieure et interne du septum ; son axe est orienté de dehors en dedans et d'arrière en avant : cette direction résulte des tractions que les fibres musculaires exercent sur le cône, d'arrière en avant. Le second comprend la portion externe et supérieure du septum ; son axe est dirigé d'avant en arrière et de dehors en dedans ; les fibres musculaires qui impriment cette disposition tirent sur le cône non seulement d'avant en arrière, mais aussi de dehors en dedans, et comme ce segment n'a pour ainsi dire aucun point d'attache solide, il est attiré vers la région dorsale et entraîne dans son mouvement de dehors en dedans et de bas en haut les fibres du myomère qui s'y insèrent. Comme une étoffe à trame peu serrée qu'on étire dans un sens parallèle à son plan, le myomère se rétrécit et s'allonge ; il se rétrécit dans le sens transversal et s'allonge dans le sens de la traction, c'est-à-dire de bas en haut ; sa portion dorsale soulève la peau et pousse devant elles les fibres musculaires que rencontrent sur la ligne médiane celles de la partie correspondante du myomère opposé, animées d'un mouvement analogue, mais naturellement de sens contraire, lors des contractions de l'autre muscle somatique. Ces 2 parties de myomères se dressent et s'appliquent l'une contre l'autre ; elles sont simplement séparées par une membrane résultant de l'adossement des 2 enveloppes conjonctives qui les entourent, membrane qui constitue ainsi, au-dessus des arcs vertébraux, une sorte de septum médian longitudinal dans l'épaisseur duquel se forment, au niveau des septa transversaux, des baguettes solides, fibreuses d'abord, puis cartilagineuses ou osseuses, connues sous le nom d'Apophyses épineuses. Ces apophyses servent d'appui solide aux fibres musculaires superficielles lorsque celles-ci tirent d'avant en arrière sur la portion externe des septa transversaux. Les tractions répétées qu'elles exercent sur ces apophyses impriment à ces dernières une obliquité antéro-postérieure d'autant plus prononcée que la traction est plus forte. De plus, la translation de bas en haut des parties superficielles des myomères détermine entre les portions épi et hypoaxiale d'un même muscle somatique, la formation d'une gouttière longitudinale au fond de laquelle on trouve ordinairement un muscle particulier, le muscle rouge, et un nerf de sensibilité spéciale, le nerf latéral.

Chapitre VII.

MODE DE CONTRACTION DES MUSCLES SOMATIQUES (*Suite*)

Partie hypoaxiale du muscle somatique

La partie hypoaxiale du muscle somatique se subdivise en 2 régions distinctes : la région caudale en tout semblable à la région épiaxiale correspondante, et la région abdominale qui diffère de la précédente et, de la région épiaxiale tout entière par l'étendue de son développement, la faible largeur ou épaisseur de ses myomères et la modification de ses rapports ainsi que de ses fonctions. Tandis que dans la région épiaxiale et dans la partie caudale de leur région hypoaxiale, les 2 muscles somatiques s'appliquent l'un contre l'autre, se soudent par l'intermédiaire de leur revêtement conjonctif et se prêtent un mutuel appui, ils se séparent au contraire dans la partie antérieure ou abdominale de leur région hypoaxiale, s'écartent plus ou moins et deviennent presque indépendants l'un de l'autre. Cette disposition spéciale résulte d'une différence dans le mode de développement. Les parties dorsale et caudale de l'embryon se développent pour ainsi dire en dehors de la vésicule ombilicale et rien ne vient entraver leur évolution normale, qu'on peut dénommer *extra-ovulaire ;* la partie abdominale se développe autour de la vésicule ombilicale qu'elle embrasse et recouvre graduellement de haut en bas et d'avant en arrière. Ce mode de développement, qu'on peut distinguer du précédent par le nom de *péri-ovulaire,* empêche les parois latérales de l'abdomen, qui sont constituées par les muscles somatiques, de se rapprocher l'une de l'autre et de s'accoler. Quand leur évolution est achevée et que la vésicule ombilicale est entièrement résorbée, elles restent encore séparées grâce à la présence d'organes intermédiaires qui se sont formés en même temps qu'elles : ce sont les organes de la nutrition contenus dans les cavités cœlomiques. Mais ces organes et ces cavités n'ont pas une forme immuable, les phénomènes de la digestion et de la reproduction leur impriment des modifications de forme et de volume qui ont leur répercussion sur la forme et le volume de l'abdomen lui-même. Celui-ci peut donc, en dehors de toute contraction musculaire, se dilater ou se rétracter d'une manière passive, mais dans des limites assez étroites. De son côté, la contraction de ses parois peut également modifier sa forme et son

volume. En effet, la partie abdominale du muscle somatique est subdivisée, comme le reste du muscle, en myomères par des cloisons transversales ; celles-ci s'attachent par leur bord interne à des baguettes osseuses, les côtes, qui diffèrent des arcs vertébraux inférieurs de la queue en ce qu'elles sont mobiles et libres à leur extrémité distale. Elles fournissent donc aux myomères abdominaux un appui solide, mais cependant pas absolument rigide à cause de leur élasticité. Aussi, quand les muscles somatiques se contractent, ils tirent sur les côtes qui, n'ayant qu'un seul point d'appui, cèdent en partie à la traction et se déplacent alternativement d'avant en arrière et d'arrière en avant ; comme d'un autre côté les alternatives de réplétion et de vacuité du tube digestif et des glandes génitales éloignent ou rapprochent les côtes du plan de symétrie du poisson, la matière osseuse ne peut se déposer sur toute l'étendue de leur surface ; la partie qui les relie au corps vertébral reste molle et les côtes mobiles.

Il y a là un fait spécial à cette région du muscle somatique; il est donc intéressant de rechercher comment s'opèrent les contractions de ses myomères. Malheureusement ma démonstration n'a pas l'appui de faits précis ; elle roule presque exclusivement sur des hypothèses.

La partie abdominale de la région hypoaxiale du muscle somatique est limitée en avant par la ceinture scapulaire à laquelle s'attachent les fibres du 1er myomère, et en haut par le septum horizontal qui la sépare de la partie épiaxiale correspondante ; en bas, elle se réunit sur la ligne médiane ventrale à celle du muscle somatique opposé, ou bien elle en est séparée par un intervalle occupé par du tissu conjonctif ; enfin, en arrière, elle se continue directement avec la moitié inférieure de la région caudale.

Un simple coup d'œil suffit pour constater qu'en général son étendue en surface l'emporte sur celle de la partie épiaxiale qui la surmonte ; en revanche son épaisseur est plus faible. Cela tient évidemment à ce que la bande musculaire hypoaxiale ayant à recouvrir une surface plus grande a dû disposer ses fibres en éventail au lieu de les maintenir en faisceau comme cela existe pour les fibres de la région épiaxiale ou pour celles de la partie caudale de la région hypoaxiale. L'épaisseur de la paroi abdominale n'est d'ailleurs pas constante ; elle va en diminuant de la ligne latérale vers la carène ventrale. Cette diminution dépend jusqu'à un certain point du degré de courbure des côtes. On sait que les côtes ne se comportent pas toujours de la même façon ; tantôt elles se portent presque directement de la colonne vertébrale vers la carène ventrale, ne

dessinant qu'une faible courbure à concavité interne ; tantôt au contraire, les viscères subvertébraux, reins, vessie natatoire et glandes génitales, prennent un grand développement et rejettent alors les côtes en dehors à leur base ; celles-ci pour ramener leur extrémité libre vers la carène ventrale doivent donc se courber plus fortement ; mais le maximum de courbure est toujours plus près de leur partie basale que de leur extrémité distale. La cavité abdominale a donc ordinairement son maximum de largeur dans sa région dorsale. D'un autre côté, les viscères qui s'y trouvent contenus y sont inégalement répartis ; les plus gros et les plus nombreux occupent toujours la région antérieure ; aussi la cavité abdominale prend-elle la forme générale d'un cône qui serait aplati latéralement et inférieurement et dont le sommet serait dirigé en arrière.

Si maintenant l'on envisage la peau qui recouvre la queue et le tronc du poisson, abstraction faite des organes sous-jacents, on peut considérer tout l'espace qu'elle limite comme formant un autre cône aplati latéralement dans lequel se trouverait logé le 1er .

Les bases de ces 2 cônes s'appuient sur la tête du poisson et ne sont séparées l'une de l'autre que par l'étroit intervalle formé par l'épaisseur de la couche musculaire latérale dans cette région. Plus on s'éloigne en arrière, plus l'intervalle va en augmentant, du moins jusqu'à l'aplomb de l'extrémité postérieure de la cavité abdominale, formant le sommet du cône enveloppé. Au-delà, et jusqu'à la naissance de la nageoire caudale, l'intervalle va au contraire en diminuant. Or la première partie de cet intervalle correspond précisément aux parois latérales de la cavité abdominale et reproduit la forme du muscle somatique dans cette partie du corps ; celui-ci s'épaissit donc d'avant en arrière et atteint son maximum d'épaisseur au niveau de l'extrémité postérieure de la cavité abdominale. Ainsi, cette partie du muscle somatique qui constitue la paroi de l'abdomen possède 2 régions plus épaisses que le reste : l'une, supérieure, dans le voisinage de la ligne latérale ; l'autre, postérieure, au niveau de la terminaison de la cavité abdominale ; le jeu des fibres musculaires varie suivant la région à laquelle elles appartiennent.

Examinons d'abord la région postérieure.

Elle continue en avant, sans aucune démarcation, la partie antérieure de la région caudale. Les myomères de ces 2 régions contiguës ont sensiblement la même largeur[1] ; ils doivent donc se comporter de la même façon. Or les fibres profondes de la région caudale, de même que celles de

1. Je rappelle que par largeur du myomère, j'entends la dimension qui mesure l'épaisseur du muscle somatique.

la partie épiaxiale, se contractent d'arrière en avant tandis que les fibres superficielles se contractent d'avant en arrière. Le résultat de ces mouvements en sens opposés est, comme on sait, la formation d'un double cône ; les myomères abdominaux postérieurs devront donc présenter également un cône profond à sommet tourné en avant, et un cône supérieur ou superficiel à sommet dirigé en arrière. Mais à mesure qu'on s'avance vers la tête, la largeur des myomères diminue ; il en est de même de celle des septa qui les limitent. Dans ces conditions, ceux-ci n'ont plus la même puissance d'extensibilité, et les cônes de traction, antérieur et postérieur, qu'ils forment deviennent de moins en moins saillants ; ils finissent même par disparaître complètement.

L'épaisseur de la région dorsale de la paroi abdominale varie suivant le plus ou moins de courbure des côtes. Lorsqu'elles sont faiblement arquées, la couche musculaire qui les recouvre à leur base a sensiblement la même épaisseur que celle qui forme la région épiaxiale correspondante ; cette couche se trouve par conséquent dans les conditions voulues pour que le cône antérieur de chaque myomère se produise ; mais le cône postérieur, qui doit se former près de la carène ventrale, n'apparaîtra que si la paroi abdominale conserve sensiblement la même épaisseur dans toute son étendue, comme par exemple, dans le cas d'un poisson dont le corps serait plus ou moins cylindrique ; si le corps subit une compression latérale, sa hauteur augmente ; le muscle abdominal s'amincit de haut en bas et les septa ne sont plus assez larges pour céder suffisamment à la traction des fibres musculaires et s'étirer en cônes.

Lorsque les côtes sont fortement arquées ou lorsqu'elles sont très écartées de la colonne vertébrale grâce à la longueur de la parapophyse qui les porte, la partie épiaxiale du muscle somatique, qui correspond à l'abdomen s'appuie fréquemment par sa base sur la partie initiale des côtes ou sur leurs parapophyses en s'étendant jusqu'à l'extrémité externe de ces dernières, ou jusqu'au point de courbure maximum des premières. Dans ce cas, la partie hypoaxiale correspondante ne possède jamais qu'une faible épaisseur, même dans sa région supérieure voisine de la ligne latérale. Les septa qui séparent les divers myomères de la paroi abdominale n'ont donc qu'une faible largeur et sont incapables de former des cônes de traction. Leurs Inscriptions tendineuses se montrent alors sous l'apparence de lignes droites ou de faible courbure qui descendent de la ligne latérale vers la carène ventrale sans former de zigzags comme dans le reste du corps

L'absence de cônes de traction dans les myomères de la région hypoaxiale abdominale du muscle somatique ne nous permet pas de voir dans quel sens s'exerce la contraction des fibres musculaires. A ne considérer que l'épaisseur du muscle dans cette région, on serait tenté d'admettre que cette contraction doit s'effectuer comme dans la couche profonde des myomères épiaxiaux ou des myomères hypoaxiaux caudaux, c'est-à-dire d'arrière en avant parce que les myomères abdominaux ont, chez la Tanche qui a servi à mes mesures, moins de 13 mm. de largeur ; mais il existe des raisons qui permettent de supposer le contraire.

Tout d'abord, on ne peut méconnaître qu'il existe une certaine solidarité entre le jeu des fibres contenues dans un même plan. Si, dans un des myomères de ce plan, les fibres se contractent d'arrière en avant, le septum postérieur se trouve attiré vers la tête. Quand la contraction est complète, ce septum devient fixe et sert alors d'appui aux fibres du myomère suivant qui tireront en avant le septum qui les limite en arrière. Chaque septum est donc tour à tour mobile par rapport à celui qui le précède et fixe par rapport à celui qui le suit, et cela est vrai quelque soit le sens de la contraction.

Or parmi les nombreux plans, parallèles au plan de symétrie, qu'on peut mener dans la queue à travers la masse musculaire hypoaxiale, il en est un certain nombre qui viennent buter en avant contre le renflement abdominal : ce sont les plus profonds. Que deviennent ces plans ? S'interrompent-ils à leur intersection avec l'abdomen ? ou bien changent-ils simplement de direction pour se continuer à la surface des côtes ? Examinons d'abord cette seconde hypothèse. Si les plans profonds de la queue se redressent en arrivant sur l'abdomen et s'appliquent à la surface des côtes, il n'y a pas de raisons pour que les plans qui leur sont superposés se comportent autrement. Tous les plans qu'on peut mener dans la partie hypoaxiale de la queue devront donc se retrouver dans les parois de l'abdomen, ce qui entraîne comme conséquence une égalité d'épaisseur de ces 2 parties du muscle latéral. Mais nous savons qu'il n'en est pas ainsi et que la paroi abdominale est beaucoup plus mince que la couche musculaire caudale. D'où nous devons conclure que le nombre des plans qu'on peut mener dans la paroi de l'abdomen est inférieur à celui des plans de la queue. Une partie de ceux-ci se sont donc trouvés interrompus au contact de la paroi abdominale. Lesquels ? Il semble *à priori* que ce sont les plans profonds ; et, en effet, si l'on examine les superficiels, on voit que leurs fibres conservent sensiblement la même direction dans

toute l'étendue du muscle, de la nageoire caudale à la tête. Comme les fibres superficielles de la queue se contractent d'avant en arrière, celles de la région abdominale doivent, en vertu de la solidarité qui les unit aux premières, se contracter comme elles d'avant en arrière.

Mais il ne suffit pas de s'arrêter aux plans les plus superficiels, et nous devons envisager l'ensemble du muscle abdominal. Ce muscle se subdivise chez la Tanche, et sans doute chez la Carpe, en 3 couches très nettes (fig. XVI) ; la plus superficielle, d'épaisseur variable, suivant les régions, mais en somme très mince ; ses fibres sont orientées d'avant en arrière,

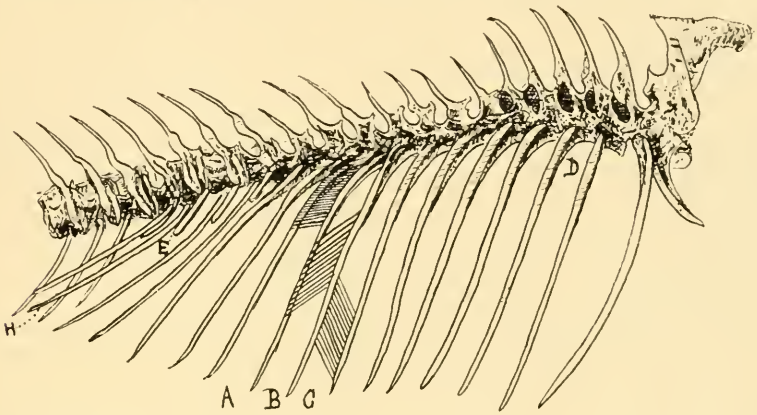


FIG. XVI. Partie antérieure de la colonne vertébrale d'une Carpe.
A, fibres superficielles orientées d'avant en arrière, parallèlement au plan de symétrie ;
B, fibres de la couche moyenne, inclinées de haut en bas, d'avant en arrière ;
C, fibres de la couche profonde, inclinées de bas en haut, d'avant en arrière ;
D, tête de la côte, élargie et légèrement tordue d'avant en arrière ;
E, parapophyse portant une des côtes postérieures, H, très inclinée en arrière.

à peu près parallèlement à l'axe squelettique, A ; la moyenne, de beaucoup la plus épaisse, a ses fibres dirigées de bas en haut, B, si on les considère d'arrière en avant ; et la profonde, C, assez mince et interrompue dans la partie postérieure de l'abdomen, a les siennes dirigées de haut en bas, si on les envisage dans le même sens que celles de la couche moyenne.

Les fibres de la couche superficielle doivent, ainsi que je viens de le dire, se contracter d'avant en arrière, comme les fibres superficielles de la région caudale qui leur font suite directement. Mais comment agissent les fibres de la couche moyenne qui, en somme, forment la majeure partie de la paroi abdominale ? On ne peut rattacher leur contraction à celle d'aucune couche de fibres de la région caudale puisque leur direction étant toute différente, il n'y a pas lieu de leur appliquer le principe de solidarité d'action dont j'ai parlé précédemment. Mais l'examen de certaines

particularités de cette couche va peut-être nous donner la solution de cette question.

Considérons seulement, dans un des myomères de la région abdominale, la partie qui correspond à cette couche. Cette partie a pour limites, antérieure et postérieure, 2 septa consécutifs qui s'attachent par leur bord interne aux côtes correspondantes ; sa base inférieure s'appuie sur les côtes et sur la couche interne de la paroi abdominale ; sa base externe est recouverte par la mince couche superficielle A, de la même paroi. Toutes les fibres de cette partie de myomère sont orientées de haut en bas et d'avant en arrière ; elles sont par conséquent obliques par rapport aux 2 septa ou aux côtes qui servent à leurs insertions. Les côtes sont, comme on le sait, des baguettes courbes, solides, mobiles dans une certaine mesure ; elles sont plus épaisses et plus larges à leur extrémité proximale, D ou tête, qui s'articule directement ou par l'intermédiaire d'une parapophyse, E, sur le corps de la vertèbre. De là, elles vont en s'atténuant de plus en plus vers leur extrémité distale, qui est libre, c'est-à-dire sans connexion intime avec celle de la côte symétrique, ni sans liaison aucune avec une production solide quelconque.

En ne considérant que les fibres qui s'attachent directement aux côtes, la seule logique semblerait indiquer que ces fibres doivent se contracter d'arrière en avant parce que leur action s'exerce ainsi du côté de la partie libre et mobile de la côte ; on peut les comparer dans leur disposition et leur jeu aux fibres des muscles inspirateurs de la cavité thoracique des Mammifères. Elles prendraient donc leur point d'appui sur la côte antérieure pour attirer vers cette dernière la côte postérieure. Ce mode de traction a, en effet, pour lui non seulement la logique, mais encore le calcul. La côte dont la tête s'appuie sur un point de la colonne vertébrale autour duquel elle peut tourner, mais non se déplacer, peut être assimilée à un levier du 2e genre dont le point d'appui serait sur la colonne vertébrale, la résistance étant représentée par le poids de la côte et des fibres du myomère suivant qu'elle entraîne avec elle, et la puissance par la fibre oblique considérée. Si c'est la côte postérieure qui forme la résistance, la fibre-puissance se contractera de bas en haut et d'arrière en avant ; son point d'application se trouvera, sur la côte postérieure, *plus bas* que son insertion qui lui sert de point d'appui, sur la côte antérieure ; si c'est, au contraire, la côte antérieure qui représente la résistance, la fibre-puissance se contractera de haut en bas et d'avant en arrière ; mais dans ce cas le point d'application de la fibre sera situé *plus haut*

sur la côte antérieure que son point fixe, qui est placé sur la côte postérieure. Or si, par hypothèse, la puissance et la résistance restent les mêmes dans les 2 cas, le travail produit par la contraction de la fibre sera d'autant plus grand que le point d'application de la force ainsi développée sera plus éloigné du point d'appui du levier, c'est-à-dire de la tête de la côte ; autrement dit, le travail est proportionnel à la longueur du bras de levier. La fibre dont le point d'application est *plus bas*, c'est-à-dire plus loin du point d'appui du levier que son autre point d'insertion, produit donc un travail plus grand que si elle agissait dans le sens contraire : c'est le cas des fibres dirigées de haut en bas qui se contractent d'arrière en avant et de bas en haut.

Admettons que les choses soient telles que je viens de l'exposer. Il paraît évident que toutes les autres fibres du même myomère, aussi bien celles qui s'insèrent sur les côtes que celles qui s'insèrent sur les septa, se contracteront comme la précédente, d'arrière en avant et de bas en haut. Mais ces organes, côtes et septa, sans cesse tirés d'arrière en avant, devront céder, dans une mesure plus ou moins grande, à la traction dont ils sont l'objet ; l'extrémité distale d'une côte, qui est relativement libre, devrait par exemple être plus rapprochée de la tête que le plan vertical perpendiculaire au plan de symétrie qui serait mené par la tête de cette même côte. Chaque septum qui est membraneux et par conséquent moins rigide que la côte, devrait céder encore plus facilement à cette traction et se montrer incliné d'arrière en avant, de telle sorte que son Inscription tendineuse serait située en avant du plan de la côte en supposant que celui-ci fût perpendiculaire au plan de symétrie.

Or l'examen des septa et des côtes nous les montre orientés tout différemment. Le plan des côtes est presque toujours incliné d'avant en arrière et de haut en bas, D ; cette inclinaison est même ordinairement beaucoup plus accusée dans les côtes postérieures H, que dans les côtes antérieures ; le même phénomène s'observe dans les parapophyses quand elles existent. Enfin les côtes ont subi, dans leur partie proximale, une légère torsion d'avant en arrière comme si la crête externe avait été attirée d'avant en arrière et de bas en haut, D et côtes suivantes, tandis que la crête interne était maintenue ou plutôt attirée en avant. De leur côté, les septa ont chacun leur plan nettement incliné d'avant en arrière ; il n'est pas douteux qu'ils n'aient été soumis à la même influence que les côtes.

Ces faits reçoivent une explication facile, si l'on suppose que les fibres musculaires de la couche abdominale moyenne se contractent comme celles de la couche superficielle, d'avant en arrière. Dans cette hypothèse, les côtes sont constamment tirées en arrière ; leur tête, fixée par des ligaments à la colonne vertébrale, résiste à la traction et conserve sa position primitive ; mais leur partie distale, qui est libre dans les tissus et par conséquent dépourvue de toute attache solide, cède peu à peu aux tractions qui s'exercent sur elle et finit par se maintenir à l'endroit où chaque contraction musculaire l'amène. La côte se trouve donc, en fin de compte, inclinée d'avant en arrière et de haut en bas. La contraction des fibres de la couche superficielle et de la couche moyenne du muscle abdominal se faisant d'arrière en avant, le mouvement initial doit partir de la queue et s'avancer graduellement vers la tête.

Le mouvement de torsion de l'extrémité proximale des côtes me paraît déterminé, au moins en partie par l'action des fibres longitudinales de la couche superficielle du muscle abdominal A, qui sont plus nombreuses dans cette région que partout ailleurs. Le concours qu'elles prêtent aux fibres de la couche moyenne B, qui tirent sur le septum transversal attaché à la côte pour l'amener d'avant en arrière et lui donner la position inclinée particulière que j'ai fait connaître, ne me paraît pas négligeable.

Quant à l'inclinaison en arrière de ce septum, elle résulte évidemment de la traction que les fibres de la couche superficielle, d'une part, et les fibres de la couche moyenne, de l'autre, exercent sur lui dans le même sens.

Ainsi donc, l'hypothèse, d'après laquelle les fibres de la couche moyenne du muscle abdominal se contracteraient d'avant en arrière, permet de donner une explication simple et très plausible aux particularités anatomiques que présentent les côtes et les septa musculaires, tandis qu'elles restent sans explication possible si les mêmes fibres se contractent d'arrière en avant.

Nous concluons d'après cela que la contraction de ces fibres se fait comme celle des fibres de la couche superficielle, c'est-à-dire d'avant en arrière.

Il reste à examiner le jeu des fibres de la couche profonde du muscle abdominal, C.

Ces fibres sont orientées de haut en bas, si on les envisage d'arrière en avant ; leur direction est par conséquent opposée à celle des fibres de

la couche moyenne et l'on peut les comparer aux fibres des muscles expirateurs de la cavité thoracique des Mammifères. Or ces muscles se contractent d'avant en arrière. En est-il de même pour les fibres de cette couche profonde ? Je ne trouve, en faveur de cette vue, que l'analogie de leur disposition avec celle des muscles expirateurs des Mammifères.

Cette couche profonde est peu épaisse ; elle s'attache en partie au bord interne des côtes qu'elle déborde légèrement du côté de la cavité abdominale ; elle est directement tapissée par le péritoine sur lequel elle s'appuie. Elle s'atténue d'ailleurs d'avant en arrière et disparaît dans la région postérieure de l'abdomen, du moins chez la Tanche. En raison de son faible développement, elle joue un rôle très amoindri par rapport à celui de la couche moyenne. Si ses fibres se contractent d'avant en arrière, comme les fibres des muscles expirateurs, leur action s'ajoute simplement à celle des fibres de la couche moyenne et concourt à l'inflexion des côtes dans le sens antéro-postérieur. Mais il se peut que ces fibres jouent un tout autre rôle ; au lieu de se contracter d'avant en arrière, elles peuvent tout aussi bien se contracter d'arrière en avant. Dans ce cas, elles deviennent les antagonistes des fibres de la couche moyenne. Si l'on considère 2 fibres appartenant, l'une à la couche profonde, l'autre, à la couche moyenne, ces 2 fibres tireront de haut en bas, sur la côte de la même façon que les haubans d'un navire tirent sur le mât qu'ils sont chargés de maintenir dans la verticale. Les fibres musculaires tendent aussi à maintenir la côte dans sa position normale ; mais celles de la couche moyenne étant beaucoup plus nombreuses que celles de la couche profonde l'emportent sur elles en force et déterminent seules l'inflexion antéro-postérieure de la côte. Cela n'implique pas l'inutilité de l'action des fibres de la couche profonde, au contraire ; elles luttent contre l'effort de la couche moyenne et empêchent ainsi les côtes d'être portées encore plus en arrière.

Quel que soit donc le sens de la contraction des fibres profondes dans cette région du corps, le sens général de la traction des fibres de toute la portion abdominale du muscle somatique, dans sa région hypoaxiale, a lieu d'avant en arrière.

Chapitre VIII.

CONSÉQUENCES QUI DÉCOULENT DU JEU DES MUSCLES SOMATIQUES

J'ai fait connaître dans les chapitres précédents comment, à mon avis, les fibres musculaires du muscle latéral ont dû se contracter, dans les diverses régions du corps, chez les ancêtres des Poissons téléostéens, ou même chez les jeunes embryons dès que leurs muscles somatiques ont commencé à fonctionner. Il me reste maintenant à examiner les modifications permanentes qui se produisent dans la suite, chez certains organes en relation directe avec les muscles latéraux.

A chaque contraction du muscle somatique, les septa transversaux présentent, dans chaque moitié épi ou hypoaxiale, 2 cônes de traction, pendant que leur limite externe, en contact avec la peau, prend la forme d'un ≺. Ces septa, en vertu de leur élasticité propre, devraient, dès que la contraction du muscle cesse, revenir à leur position primitive ; mais leur élasticité n'est pas parfaite et de plus ils sont extensibles ; or ces 2 propriétés s'opposent : quand l'une augmente, l'autre diminue et réciproquement. La contraction répétée d'un même myomère finit par étirer les fibres conjonctives du tissu membraneux des septa de manière à leur enlever tout à la fois et leur extensibilité et leur élasticité. A ce moment, les cônes de traction de chaque septum ont acquis leur développement définitif, ce qui doit se faire très rapidement ; je ne parle évidemment que du développement relatif, c'est-à-dire de celui qui correspond, à cet instant, au développement concomittant du septum tout entier. Le septum transversal devient par là même pour les fibres du myomère une surface fixe d'insertion et de traction ; il conserve la forme acquise qui devient ainsi permanente.

Lorsque les fibres d'un myomère se contractent, elles s'appuient par l'une de leurs extrémités sur un des septa devenu fixe et tirent sur le septum suivant. Celui-ci, dont les fibres conjonctives constituantes ne peuvent plus s'allonger, transmet intégralement à la vertèbre sur laquelle il s'insère, l'effort total des fibres musculaires du myomère, et la vertèbre est entraînée dans un mouvement de rotation exactement comme si le septum transmetteur était rigide et solide. Lorsque la contraction cesse, le septum attiré revient à sa position primitive par le retour pur et simple des fibres musculaires à leur longueur initiale.

En général la contraction de l'un des muscles latéraux du corps est immédiatement suivie de la contraction de son symétrique. Dans ce cas le 1er prend une forme courbe qui a pour résultat d'augmenter sa longueur ; ses septa éprouvent un déplacement en sens opposé à celui que sa contraction leur avait imprimé ; mais ce déplacement angulaire ne peut pas modifier sensiblement leur forme ; car les organes réellement modifiés sont les fibres musculaires qui, en vertu de leur élasticité restée intacte, s'allongent sous l'action de l'étirement produit par la courbure du corps. Cet allongement détermine, il est vrai, l'apparition de forces nouvelles ; mais comme elles sont sensiblement égales et qu'elles agissent 2 à 2, en sens opposé sur chacun des points du septum, elles ne provoquent pas par conséquent de modification appréciable dans la forme de celui-ci.

Que le muscle latéral soit au repos, ou qu'il se trouve en état de contraction ou de relâchement, ses septa transversaux présentent donc toujours la forme fondamentale que les contractions initiales leur ont imposée et qui se manifeste sous l'apparence d'une cloison membraneuse offrant 2 cônes profonds à sommet dirigé en avant, 2 cônes superficiels à sommet tourné en arrière et un bord externe, ou inscription tendineuse, disposé en zigzag ou en forme de Σ à la surface même du muscle.

De la disposition compliquée des septa transversaux dérivent des modifications qui concernent les fibres musculaires des myomères. Le parallélisme primitif des septa n'est pas maintenu ; dans les régions voisines des crêtes dorsale et ventrale, les Inscriptions tendineuses se touchent presque ; les intervalles qui séparent les sommets de 2 cônes superficiels consécutifs sont plus grands que ne le comporterait la longueur des fibres du myomère intermédiaire. Il existe donc dans un même myomère des fibres plus longues les unes que les autres ; elles sont de plus presque toutes placées obliquement par rapport à leurs surfaces d'insertion.

La force qui se dégage de chacune d'elles quand elle se contracte varie donc de fibre à fibre, non seulement suivant son plus ou moins grand développement, mais aussi suivant son degré d'obliquité. A longueur égale, la fibre qui tire normalement sa surface d'insertion produit un travail plus grand que si elle la tire obliquement, et de 2 fibres obliques égales, celle qui a la plus faible obliquité développe le plus grand travail. En examinant les Inscriptions tendineuses, on voit que les fibres les mieux placées pour produire le maximum d'effet sont celles qui avoisinent le sommet des angles formés par ces Inscriptions, et particulièrement.

si l'on s'en tenait aux apparences, celles qui concourent à la formation des 2 angles ayant leur sommet dirigé en arrière.

Ces 2 angles proviennent comme je l'ai dit précédemment, de l'action des fibres superficielles dont la contraction se fait d'avant en arrière. C'est peut-être ici le lieu de répondre par avance à une objection qui pourrait être faite à ce mode de contraction.

Si la contraction des fibres profondes, qui se fait d'arrière en avant, a pour résultat de propulser le corps du poisson en avant, celle des fibres superficielles, qui a lieu en sens contraire, devrait, si ces fibres se contractaient indépendamment des 1res, le faire progresser en arrière. Et comme toutes les fibres d'un même myomère se contractent à peu près simultanément, le déplacement du corps serait donc soumis à 2 systèmes de forces parallèles et opposées qui, au lieu de s'entr'aider, se contrarieraient mutuellement, ce qui est absurde.

Ce serait vrai si les fibres étaient les agents directs de la propulsion ; mais leur rôle essentiel consiste à courber le corps et ramener la queue vers la tête. La queue, dans ce mouvement, laisse derrière elle un vide que l'eau ambiante vient remplir et elle le remplit avec d'autant plus de rapidité et d'autant plus de force, que le mouvement a été lui-même plus prompt et plus étendu : c'est le choc de cette masse d'eau contre la queue et la nageoire caudale qui pousse le corps en avant et qui est le véritable propulseur. Or ce phénomène se produit quel que soit le mode de contraction des fibres musculaires.

En effet, supposons pour un instant que seules les fibres superficielles se contractent. Elles tendront à incliner la tête vers la queue. Mais comparativement à cette dernière, la tête forme un organe très gros, lourd, difficile à ébranler ; dans ces conditions, c'est la queue qui sera ramenée vers la tête. L'action de ces fibres est, en effet, comparable à celle que produiraient les efforts de matelots qui, montés dans un canot, tireraient sur un câble amarré à un gros navire pour l'attirer à eux ; le gros navire immobilisé par son poids resterait en place ; mais le canot plus léger, cédant à l'élasticité du câble, serait attiré vers le gros navire. La queue de poisson se trouve donc ramenée en avant aussi bien par l'effet indirect des fibres superficielles que par l'effet direct des fibres profondes. Dans les 2 cas, le résultat est le même : progression du corps en avant.

Chapitre IX.

MUSCLE ROUGE OU MUSCLE DE LA LIGNE LATÉRALE

J'ai parlé précédemment du Muscle rouge ou Muscle de la ligne latérale et j'ai fait connaître ce que sa morphologie offrait de plus important. J'ajouterai qu'au point de vue histologique il n'a pas la même structure que les muscles blancs des poissons. Leydig (1852) est, je crois, le premier qui ait fait cette constatation ; de son côté, Ranvier (1874) a étudié chez le Lapin le mode de contraction des muscles rouges, dont la structure diffère également de celle des autres muscles du même animal. Leur contraction est moins brusque que celle des muscles pâles ; elle tient pour ainsi dire le milieu entre celle des fibres lisses et celle des fibres striées ordinaires. Landois (1893) dit également que les muscles pâles sont plus excitables et se fatiguent plus vite que les muscles rouges ; la période d'excitation latente est plus courte et leur contraction est plus rapide. Les muscles rouges exécutent des mouvements étendus et prolongés, tandis que les muscles pâles exécutent des mouvements plus rapides.

Je ne crois pas qu'il ait été fait des expériences spéciales sur la contraction des muscles rouges des poissons, et cela se comprend car il est bien difficile, pour ne pas dire impossible, de les isoler, sur le vivant, des muscles pâles voisins. Il est cependant très vraisemblable que ces muscles, dont la structure histologique est différente de celle de ces derniers, se contractent autrement qu'eux et l'on peut émettre l'hypothèse que leur contraction est plus ou moins semblable à celle des muscles rouges des Mammifères ; leur contraction serait donc plus lente et plus prolongée que celle des fibres pâles des muscles sous-jacents. Or cette double particularité, en raison de la position superficielle qu'occupe le muscle rouge de chaque côté du corps, ne s'explique pas si l'on admet que ce muscle participe activement à la contraction de celui-ci dans la progression rapide.

Mais on constate parfois qu'un poisson qui vient de se déplacer d'un mouvement rapide, ralentit sa marche et se retourne vers son point de départ en maintenant sa queue plus ou moins recourbée. Cette disposition de l'extrémité caudale est-elle le simple effet du mouvement réactionnel de l'eau ou n'est-elle pas plutôt volontaire ? Dans ce dernier

cas, le maintien prolongé de la courbure de la queue s'expliquerait très facilement par l'intervention du muscle rouge dans ce phénomène. Et s'il en était ainsi, le poisson qui voudrait changer de direction pendant une filée n'aurait qu'à maintenir quelques secondes son muscle rouge en contraction pour transformer sa nageoire caudale recourbée en gouvernail. Mais c'est là une simple hypothèse, et il peut très bien se faire que dans là progression rapide le poisson emploie pour modifier sa direction les mêmes procédés que dans la nage lente, à savoir de porter brusquement la tête du côté où il veut tourner.

Aurait-il pour but d'agir sur la peau ? Je ne le crois pas, car ce n'est certainement pas un muscle peaucier comme certains auteurs l'ont prétendu. D'un autre côté, il est fort peu probable que sa fonction consiste : 1° à maintenir équidistants les bords du sillon de la ligne latérale et à empêcher ainsi un plus grand écartement entre les parties dorsale et ventrale du muscle somatique ; ou simplement 2° à renforcer l'action des fibres superficielles de ce dernier ; car dans les deux cas, on ne s'expliquerait pas que sa structure histologique fût différente de celle du muscle latéral. Je persiste donc à croire qu'en raison de ses analogies fonctionnelles probables avec celles des muscles rouges des Mammifères et de sa structure histologique particulière, le rôle essentiel de ce muscle consiste à maintenir la queue courbée lorsque le poisson veut changer de direction, bien que je ne puisse apporter aucun témoignage en faveur de cette hypothèse.

Mode probable de contraction des fibres du muscle rouge

Comment se fait la contraction des fibres de ce muscle ? Si l'on examine avec attention les caractères apparents de ce muscle, on constate qu'il est subdivisé en segments par des cloisons transversales membraneuses qui semblent être les prolongements de celles du muscle latéral ; que, de plus, il est partagé dans le sens de sa longueur en 2 parties, l'une épiaxiale, l'autre hypoaxiale séparées par le nerf latéral. Cette disposition anatomique qui rappelle celle du muscle somatique, semble indiquer que le muscle de la ligne latérale n'est qu'une portion, une fraction du premier. S'il est permis de supposer avec quelque vraisemblance qu'à l'origine le muscle de la ligne latérale s'est séparé du muscle somatique, son évolution postérieure ne s'est pas faite de la même façon ; il est resté primitif quant à sa structure, et ses connexions, chez le poisson

adulte, ne sont pas tout à fait les mêmes que celles du muscle somatique. En effet, l'un et l'autre se terminent bien en arrière à la base de la nageoire caudale ; mais, en avant, le muscle rouge n'atteint pas, du moins chez un certain nombre de poissons, la ceinture scapulaire et la boîte crânienne qui servent à l'insertion antérieure du muscle somatique. On pourrait d'après cela supposer que ce muscle s'est séparé du muscle somatique d'arrière en avant ; que n'ayant qu'un seul point d'appui solide, la nageoire caudale, sa contraction doit se faire d'avant en arrière ; qu'enfin cette contraction doit avoir vis-à-vis de celle du muscle somatique une certaine indépendance. Cette indépendance relative se manifeste encore dans les rapports réciproques des 2 muscles. La disposition et le développement du muscle rouge varient pour ainsi dire d'espèce à espèce ; parfois ce muscle se trouve entièrement logé et comme encastré dans le muscle somatique ou plus exactement dans le sillon de la ligne latérale ; parfois il déborde largement de chaque côté de ce sillon et recouvre la plus grande partie du muscle somatique. Entre ces 2 dispositions extrêmes, que seules j'examinerai dans ce qui va suivre, se trouve toute une série de dispositions intermédiaires.

La 1re se rencontre par exemple chez *Atherina presbyter* Cuv. et Valenc. Ici le muscle rouge est entièrement logé dans la gouttière de la ligne latérale ; sa face externe affleure les bords de la gouttière et son plan se confond avec celui de la face externe du muscle somatique. Il est attaché en arrière aux 2 plaques osseuses triangulaires qui s'appuient d'un côté sur l'extrémité terminale de la colonne vertébrale, et de l'autre supportent la majeure partie des rayons de la nageoire caudale ; en avant il se termine librement, en ce sens qu'il ne s'attache à aucun corps solide ; son extrémité antérieure, arrive en effet, à peu près à l'aplomb de l'insertion de la nageoire pectorale sur la ceinture scapulaire, mais n'a aucune connexion avec cette partie du squelette ; la moitié épiaxiale s'avance un peu plus que la moitié hypoaxiale ce qui donne à son profil l'apparence d'un quart de rond droit. Ce muscle qui ressemble à une baguette aplatie latéralement est entièrement entouré d'une mince enveloppe conjonctive d'aspect nacré, et c'est la portion externe de cette enveloppe qui brille au dehors et forme la bandelette argentée dont sont ornés les flancs de ce poisson. Cette enveloppe qui l'isole complètement du muscle somatique en fait-elle un muscle indépendant de ce dernier ? Oui, *à priori*, mais non, en fait ; la membrane conjonctive qui l'enveloppe intimement est en même temps assez étroitement appliquée sur le fond et les parois de la

gouttière latérale, de sorte que par l'effet de cette union indirecte les modifications que la contraction du muscle somatique imprime à la gouttière doivent avoir une certaine influence sur le muscle rouge et réciproquement. C'est peut-être à cette union que l'on doit rapporter la concordance que l'on constate entre la disposition des cloisons transversales du muscle rouge et celles du muscle somatique ; mais ce n'est pas certain. Le muscle est, en effet, soumis aux lois qui régissent la contraction du muscle latéral ; comme les fibres de ce dernier, les siennes en se contractant se subdivisent en fragments disposés suivant une ligne brisée et les angles de ces lignes brisées se trouvent nécessairement dans les plans des plissements du corps, exactement comme les angles des fibres du muscle somatique. C'est dans ces plans de plissement que naissent les cloisons membraneuses ; il n'est donc pas étonnant que les cloisons respectives du muscle somatique et du muscle rouge coïncident. Cette coïncidence ou concordance ne signifie donc pas nécessairement que les septa transversaux du muscle latéral se prolongent dans le muscle rouge. C'est ce qu'on peut constater facilement chez *Atherina presbyter*. La membrane qui entoure le muscle rouge est si nette et si différente de celle qui constitue les septa du muscle somatique que toute hésitation est impossible. De la partie profonde de cette membrane part, à chaque segment, un repli qui s'insinue entre 2 myomères consécutifs et qui conserve parfois tout à fait l'apparence de la membrane dont il procède. Il se différencie donc des septa du muscle somatique par un semis plus ou moins dense de taches pigmentaires brillantes. Le muscle rouge d'*Atherina presbyter* possédant des septa et une membrane d'enveloppe qui lui sont propres, ne semble avoir avec le muscle somatique que des rapports de contiguïté.

Mais qu'il soit plus ou moins sous la dépendance de ce muscle ou qu'il en soit complètement indépendant, sa contraction s'effectue exactement de la même façon. Dans le 1er cas, les fibres superficielles du muscle somatique tirent, en se contractant d'avant en arrière, sur la membrane d'enveloppe du muscle rouge et déterminent ainsi le sens de la contraction des fibres de ce dernier : dans le second, ce muscle, agissant de lui-même, s'appuiera nécessairement sur le seul plan solide servant à l'insertion de ses fibres et qui est représenté par les 2 plaques osseuses triangulaires qui terminent la colonne vertébrale ; sa contraction aura donc encore lieu d'avant en arrière. Or, les faits confirment la théorie : en examinant les divers myomères du muscle rouge, on peut constater que leurs

septa sont tous, à partir de leur base, inclinés d'avant en arrière.

La 2e disposition du muscle rouge se trouve parfaitement réalisée chez *Clupea harengus* L. Ici ce muscle déborde la gouttière du nerf latéral et s'étend largement sur les 2 parties épi- et hypoaxiale du muscle somatique ; il embrasse une étendue qui peut atteindre les 2/3 de la hauteur du corps. Si l'on fait dans ce muscle une coupe transversale, c'est-à-dire perpendiculaire à son grand axe, on voit que sa partie centrale, logée dans la gouttière latérale, est épaisse de quelques millimètres, et que ses parties latérales qui recouvrent le muscle somatique, vont en diminuant graduellement d'épaisseur du centre vers leurs extrémités libres. Il est séparé du muscle sous-jacent par une membrane assez fortement pigmentée et il en est de même de ses septa transversaux. Ces particularités qui rappellent celles que j'ai fait connaître chez *Atherina presbyter* Cuv. et Valenc. semblent indiquer également une certaine indépendance vis-à-vis du muscle somatique. Or, cette indépendance se manifeste ici d'une manière encore plus évidente que chez le précédent poisson. En effet, si l'on prépare un des cônes de traction profonds du muscle somatique, on constate que la portion centrale du myomère correspondant du muscle rouge se comporte vis-à-vis du 1er muscle autrement que ses portions latérales. Celles-ci s'écartent de la base du cône de traction profond et se retirent d'autant plus en arrière qu'on s'éloigne davantage de la ligne latérale, tandis que la partie centrale fait suite à la surface du cône, qu'elle semble continuer directement tout en ayant une inclinaison différente. Si les 2 muscles superposés se contractaient de concert, il n'y aurait aucune raison pour que les fibres de l'un fussent portées plus en arrière que celles de l'autre ; mais le phénomène s'explique aisément si ces 2 muscles conservent l'un vis-à-vis de l'autre une certaine indépendance. Enfin, la direction prise par les portions latérales du muscle rouge et par ses septa transversaux, montre que chez ce poisson, de même que chez *Atherina presbyter*, la contraction de ses fibres se fait d'avant en arrière.

En résumé, et autant qu'on en peut juger par l'examen de quelques poissons seulement, *le muscle rouge, bien qu'encastré en tout ou en partie dans le muscle somatique, conserve vis-à-vis de celui-ci une certaine indépendance fonctionnelle et sa contraction se fait, comme celle des fibres superficielles de ce dernier, d'avant en arrière.*

Chapitre X.

RÉPERCUSSION DU JEU DES MUSCLES LATÉRAUX SUR LA FORMATION DE CERTAINES PARTIES DU SQUELETTE

On sait que dans l'ordre d'apparition des organes les muscles précèdent les os. Ceux-ci sont remplacés à l'origine par des cordons de nature fibreuse qui se transforment ensuite en cartilages et en os suivant le degré de développement des muscles. Il y a donc corrélation entre les divers états que présentent successivement ces organes, et l'influence des muscles sur la nature et sur la forme de leurs supports est indéniable.

Je vais essayer de déterminer le mode d'action du muscle latéral sur les organes qui lui servent de surface d'insertion.

Arcs vertébraux, Apophyses épineuses et Côtes

Dans un muscle ordinaire, dont les fibres n'ont de points d'insertion qu'à leurs 2 extrémités, la force développée par la contraction s'exerce en entier sur les 2 supports ; son intensité est proportionnelle à la longueur de la fibre et à son degré de contraction. Il n'en est plus ainsi dans un muscle latéral. Celui-ci est coupé dans toute sa longueur par de nombreuses cloisons transversales ou septa qui interrompent chaque fibre et la subdivisent en autant de parties + 1 qu'il existe de cloisons. Chacune de ces parties s'insère sur ces cloisons et quand elles se contractent toutes, leur ensemble prend une disposition en ligne brisée qui est caractéristique du muscle latéral. Il est évident que dans ces conditions la somme des forces partielles émanées d'une même fibre ne s'exerce pas uniquement à ses 2 extrémités, mais se répartit sur chacun des septa qui la subdivise : c'est cette répartition qui va d'abord faire l'objet de nos recherches.

Soit une fibre AB comprise entre 2 septa consécutifs (fig. XVII) ; supposons que la force qu'elle détermine quand elle se contracte tire le point A dans la direction AB. Faisons passer par cette fibre un plan perpendiculaire à l'insertion du septum qui contient le point A ; soit CB l'intersection de ce plan et du septum. Quand AB se contracte, le point B situé sur le septum fixe reste immobile ; le point A sollicité de A vers B se

déplace en A' par exemple, en décrivant autour du point C un arc de cercle AA' qui a CA pour rayon. Le point D tiré par cette même force se rapproche du point C et s'abaisse en D', par exemple. Le septum mobile CD prend donc la forme D'A'C, et la fibre AB la position A'B oblique par rapport à CA'. Supposons que cette droite AB mesure en intensité et en direction la force née de la contraction de la fibre AB. Cette force qui agit obliquement sur CA' peut être remplacée par ses 2 composantes A*a* et A'*b*. Ne nous occupons que de cette dernière. Elle tire le point A' dans le plan CA'D' du septum avec une intensité égale à A'*b*. Or le point d'application de cette force, l'une des composantes de la force A'B peut être transporté en C, c'est-à-dire sur l'un des points d'insertion du septum CD. Le plan ABCD contient beaucoup d'autres fibres se comportant comme la fibre AB et dont par suite les points d'application peuvent être transportés en C ; ce point se trouve donc sollicité par un nombre de forces d'autant plus grand que le myomère est plus développé. Or dans un myomère, on peut mener un très grand nombre de plans parallèles au plan ABCD. Dans chacun de ces plans le point d'application d'une grande partie des forces qui y sont contenues se trouve également placé sur l'insertion du septum, de telle sorte qu'en résumé, *l'insertion d'un septum est le lieu géométrique de tous les points d'application des forces qui naissent de la contraction d'un grand nombre des fibres d'un même myomère.*

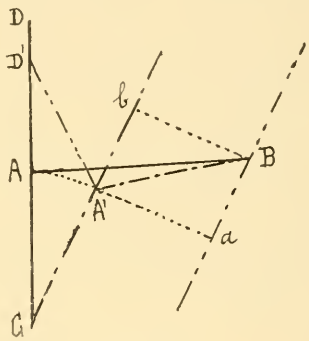


Fig. XVII.

Bien que ce principe soit général, il peut cependant produire des résultats différents suivant la disposition de l'insertion septale. Chaque septum, dans la partie épiaxiale du muscle somatique et dans la partie hypoaxiale de la région caudale, affecte à l'origine la forme générale d'un quadrant de cercle dont le plan est perpendiculaire au plan de symétrie du corps. L'un des rayons du quadrant est soudé au tissu de la gaîne de la corde dorsale, l'autre s'insère sur une membrane conjonctive qui constitue le septum horizontal. Nous aurons à examiner successivement l'effet produit sur chacune des parties de l'insertion d'un septum transversal.

Mais d'une manière générale, les tractions qui s'exercent sur l'insertion d'un septum déterminent en ce lieu, par réaction, la formation d'un

corps résistant qui, suivant les cas, peut rester fibreux ou devenir cartilagineux ou osseux ; quelle que soit sa nature, ce corps fournit au septum les moyens de résister efficacement aux tractions dont il est l'objet, moyens qui lui feraient défaut s'il restait membraneux dans toute son étendue.

Or la majeure partie des forces qui tirent sur un septum transversal portent leur action sur l'insertion de ce septum avec la colonne vertébrale. Et comme cette dernière est entourée d'une gaîne qui possède la propriété de modifier sa structure suivant le degré de développement des masses musculaires qui en font leur point d'appui dans leur contraction, elle passe successivement de l'état fibreux à l'état cartilagineux, puis osseux. Ainsi se forment les arcs vertébraux, supérieurs et inférieurs, et les côtes qui correspondent à l'insertion chordale de l'insertion des septa transversaux.

Mais le reste de l'insertion des septa qui n'est pas en rapport avec la colonne vertébrale reçoit de son côté une partie de l'effet des tractions musculaires ; elle en reçoit même de 2 côtés ; dorsalement et ventralement. Cette double action a pour résultat d'engendrer des formations osseuses que je vais maintenant examiner.

Côtes supérieures et arêtes médianes

Meckel (1829), qui ne faisait aucune différence entre les côtes et les arêtes, avait donné à ces formations le nom de côtes supérieures, résumant par cette désignation les caractères dus à leur aspect et à la situation relative qu'elles occupent. J. Muller (1836) démontra que les Côtes supérieures de Meckel ne méritaient pas ce nom. Bruch (1862) les appela arêtes médianes, les rattachant ainsi aux nombreuses productions osseuses disséminées dans l'épaisseur des masses musculaires somatiques. Or d'après J. Muller et nombre d'auteurs qui l'ont suivi, il existe une différence fondamentale entre les côtes et les arêtes : les 1res sont primitives ; elles se forment au début du développement et passent par les mêmes phases histologiques que les arcs vertébraux, dont elles ont la même origine ; leur structure à l'état adulte contient encore fréquemment la trace d'un état antérieur cartilagineux ; les secondes au contraire sont des formations secondaires, et elles sont toujours d'origine tendineuse : ce sont des productions qui dérivent exclusivement de membranes. Or les arêtes médianes de Bruch ou arêtes latérales, comme on les dénomme

encore, ont, à 2 exceptions près, chez les Téléostéens, la même structure que les arêtes proprement dites. Mais elles occupent à peu près exactement la même situation que d'autres formations de nature ou d'origine cartilagineuses que l'on trouve chez *Polypterus* et *Calamichthys calabaricus* du groupe des Crossoptérygiens et chez 2 espèces de Téléostéens : *Monacanthus penicilligerus* et *M. fronticinctus*. En raison de leur mode de formation, dans lequel intervient la vertèbre, de leur structure et de leur situation relative, on leur donne le nom de *Côtes supérieures*. Or que ces formations soient des côtes supérieures ou des arêtes latérales, elles proviennent toujours, pour moi, de l'action des mêmes muscles.

Les unes et les autres se trouvent entre les 2 moitiés épi — et hypoaxiale du muscle somatique ; elles reposent sur la face dorsale du septum horizontal, à l'endroit où chaque septum transversal coupe le précédent. Les côtes ne s'étendent pas au-delà de la région abdominale ; les arêtes latérales se prolongent parfois sur une étendue plus ou moins grande de la région caudale. La présence ou l'absence de ces arêtes ; les différences de longueur, d'épaisseur et de résistance qu'elles présentent, sont dues aux variations d'intensité des forces qui actionnent les différents septa transversaux et qui sont en relation étroite avec le degré de développement des myomères. De même, leur disposition est variable et en rapport avec celle du septum horizontal.

Voici comment opèrent les forces qui déterminent l'apparition des côtes supérieures et des arêtes latérales.

Chaque septum transversal coupe le septum horizontal suivant une droite plus ou moins voisine de l'horizontalité, qui s'étend de la colonne vertébrale vers la paroi latérale du corps, jusqu'au fond du sillon latéral. Cette intersection, ainsi que je l'ai montré dans une autre partie de ce travail, est tirée, par les fibres profondes du myomère qui la précède, d'arrière en avant et de dehors en dedans, et comme elle appartient aux 2 parties épi- et hypoaxiale du septum, l'importance de la traction qui s'exerce sur elle se trouve pour ainsi dire augmentée du double. Si rien ne s'opposait à son déplacement en avant, elle devrait prendre une position oblique d'arrière en avant et de dedans en dehors ; mais j'ai fait voir précédemment que le plan de traction des fibres musculaires ne formant avec celui du septum horizontal qu'un angle très aigu, ne permet pas aux fibres conjonctives dont est composé ce dernier, de céder beaucoup à la traction ; de sorte qu'en résumé l'intersection de chaque septum transversal avec le septum horizontal ne décrit qu'une

faible courbe à convexité antérieure. Or cette intersection est le lieu des points d'application des forces qui naissent de la contraction d'une petite partie des fibres profondes appartenant aux 2 moitiés épi et hypoaxiale du myomère. Si l'intensité des forces est suffisante, il se formera en ce lieu un organe de soutien ; quand cet organe passe directement de l'état fibreux à l'état osseux, il constitue une arête médiane.

Si l'on examine la série des intersections du septum horizontal avec les divers septa transversaux, on remarque qu'en général, les arêtes médianes ne se rencontrent que dans la partie abdominale du corps et qu'elles manquent le plus souvent dans la région caudale. Pourquoi en est-il ainsi ? Deux raisons, ce me semble, peuvent être invoquées pour expliquer cette anomalie.

Si l'on fait abstraction des 2 cônes de traction, chaque moitié du septum transversal affecte la forme d'un triangle rectangle. L'un des côtés de l'angle droit, le médial, se confond avec l'insertion du septum sur la colonne vertébrale et l'arc vertébral correspondant ; l'autre côté ou côté latéral, est représenté par l'intersection du septum transversal avec le septum horizontal. Nous avons vu que l'effort principal des fibres musculaires du myomère se porte surtout sur le côté médial, et comme de plus, ce côté est ordinairement beaucoup plus long que le côté latéral et se trouve conséquemment sollicité par un plus grand nombre de forces, on s'explique aisément qu'il doive, avec les parties qui le supportent, acquérir une grande consistance, et de fibreux qu'il était à l'origine, devenir suivant les circonstances cartilagineux ou osseux.

Le côté latéral du triangle ne se trouve pas dans les mêmes conditions. Il est sollicité par une partie seulement des fibres du myomère, celles qui sont le plus voisines du septum horizontal et qui contribuent à former la paroi du cône de traction tournée vers ce septum ; de plus les forces qui agissent sur lui sont d'autant moins nombreuses qu'il est lui-même plus court, et comme sa longueur est en quelque sorte proportionnelle à l'épaisseur du corps, celui-ci étant en général épais en avant et rétréci en arrière, on peut dire que ce côté latéral va en diminuant de longueur d'avant en arrière. Il est donc tiré de moins en moins fort d'avant en arrière ; si les tractions sont suffisantes pour déterminer la formation d'organes de soutien, ces organes devront présenter un développement décroissant en allant de la tête à la nageoire caudale. C'est, en effet, ce que montre l'examen de cette région du corps.

J'ai fait remarquer ci-dessus que les forces qui se dégagent de la

portion épi — et de la portion hypoaxiale concouraient à la formation des organes de soutien de la ligne latérale ; mais l'importance du concours n'est pas la même pour chacune de ces portions. La 1re solidement appuyée sur une base immobile formée par l'adossement des 2 arcs neuraux que réunit à leur extrémité supérieure une apophyse épineuse et dont les fibres sont condensées sur un petit espace, permet aux forces qui s'en dégagent de produire leur maximum d'action sur l'intersection des septa horizontal et transversal ; au contraire, les forces qui dérivent de la seconde, en nombre sensiblement égal aux 1res, mais dispersées sur toute la surface abdominale beaucoup plus vaste, appuyées en outre sur les côtes, qui sont libres à leur extrémité distale et mobiles, ne peuvent pas, en raison de leur mode de distribution et de la position variable de leur support, produire sur la même intersection un effort équivalent à celui des forces de la portion épiaxiale. Le lieu géométrique des points d'application de ces 2 séries de forces devra donc se trouver du côté dorsal ou épiaxial ; c'est là que devra se former l'organe de soutien qui leur servira de point d'appui secondaire ; c'est, en effet, à la face dorsale du septum horizontal, c'est-à-dire du côté épiaxial que l'on trouve la baguette osseuse ou arête médiane.

Dans ce qui précède, je n'ai envisagé que l'action des fibres profondes sur l'intersection en question, ou si l'on préfère sur l'arête médiane ; mais d'autres forces interviennent qui modifient dans une certaine mesure, l'effet produit par les premières. Ces forces proviennent des fibres superficielles qui, elles, tirent obliquement sur l'extrémité libre des arêtes, de bas en haut pour la partie épiaxiale, et de haut en bas pour la partie hypoaxiale du muscle somatique ; de plus, la traction se fait, dans les 2 cas, d'avant en arrière. Les fibres superficielles tendent donc à ramener en arrière la pointe de l'arête latérale et luttent contre l'action opposée des fibres profondes.

L'arête est donc sollicitée dans 2 sens différents : de bas en haut par les fibres épiaxiales, de haut en bas par les fibres hypoaxiales ; si les forces qu'elles développent étaient d'égale intensité, cette arête, ainsi que le septum horizontal qui la contient, devrait être horizontale ; elle doit au contraire s'incliner de bas en haut ou de haut en bas, si les 2 systèmes de forces sont d'inégale intensité. On remarque qu'elle est ordinairement arquée de bas en haut, conformément au plus grand développement de la partie épiaxiale.

La ligne d'insertion du septum horizontal sur l'axe vertébral est assez

variable. Si cette insertion se trouve sur le corps même des vertèbres, les arêtes médianes s'insèrent elles-mêmes sur le corps vertébral, ou tout au moins lui sont réunies par une attache fibreuse ; si les côtes sont assez fortement arquées, la partie profonde du septum horizontal peut reposer sur leur base ; dans ce cas les arêtes ne se forment que dans la partie libre externe du septum horizontal ; elles s'appuient sur la côte au point où le septum se détache de celle-ci ; enfin si le contact entre la base des côtes et le septum horizontal est étendu et que la partie libre de celui-ci soit très réduite ou nulle, les arêtes médianes n'ont plus de raison de se former ; elles font défaut et leur fonction est remplie par la base même des côtes.

L'existence ou l'absence des arêtes médianes, leur situation par rapport à la colonne vertébrale sont donc déterminées par le régime du septum horizontal.

Ces arêtes se rencontrent également dans la région caudale, tout au moins dans sa région antérieure ; mais elles y sont toujours moins développées et moins constantes que dans la région abdominale. Cela tient à ce que les myomères diminuent d'importance en allant de la tête vers la queue ; leur action devient de plus en plus faible et l'organe de soutien qui correspond au lieu géométrique des forces des parties épi et hypoaxiale reste fibreux ou finit par disparaître complètement.

Arêtes

La position spéciale de ces arêtes médianes entre les 2 moitiés du muscle somatique permet de trouver assez facilement ou, si l'on préfère, de donner une explication de leur génèse ; mais il n'en est plus de même des autres arêtes dont je vais maintenant essayer de découvrir la loi de formation. Je crois qu'on peut leur assigner une origine commune qui dérive toujours de l'action divergente de forces agissant sur une intersection de plans membraneux.

Les arêtes sont, d'après J. Muller (1836) et nombre d'auteurs, des formations d'origine secondaire. Elles apparaissent par conséquent lorsque les septa ont acquis leur disposition caractéristique. Cette disposition, je le rappelle, peut être ramenée schématiquement à celle d'un paravent à 3 feuillets, mais chaque feuillet n'est pas plan ; il est en général plus ou moins irrégulièrement ondulé. A quoi peut-on attribuer ces ondulations ? Si les fibres du muscle latéral étaient toutes parfaitement parallèles entre elles et à l'axe vertébral, et se contractaient suivant une même direction,

il n'y aurait pas de raisons pour que le paravent ne fût pas régulier. Mais si l'on examine les myomères, on constate que la direction de leurs fibres varie fréquemment. Pour ne citer qu'un exemple, je rappellerai ce que j'ai dit de la partie du muscle somatique qui recouvre les côtes ; on y voit très nettement 3 couches de fibres à direction différente. Il en est de même dans les autres parties de ce muscle, et l'on comprend que dans ces conditions les septa ne puissent présenter des faces planes ou des faces courbes régulières. Il ne me paraît pas hypothétique d'admettre que les tractions de fibres à directions variées déterminent dans la membrane des septa la formation de plis, ou de dièdres très obtus dont ces plis seraient les angles. Si les forces qui agissent dans le plan des faces de ces dièdres proviennent par exemple des fibres profondes d'une part, et de l'autre des fibres superficielles, elles tireront en divergeant sur l'angle du dièdre et provoqueront en ce lieu, par réaction (si naturellement les forces qui en dérivent sont assez puissantes), la formation d'une tige de soutien, fibreux d'abord, puis osseux : ce sera l'arête.

Mais une telle modification ne peut pas être un fait isolé, exclusif à un myomère. En effet, toutes les subdivisions d'un muscle somatique devant concourir au même but physiologique, la contraction des fibres de chaque myomère doit s'harmoniser avec celle des myomères voisins ; si donc il se produit dans l'un d'eux, à un certain moment de son évolution, une modification quelconque, en vertu de la solidarité qui les unit cette modification doit se produire également dans les autres, ou du moins dans la plupart des autres. L'apparition d'un pli dans un myomère sera donc accompagnée de plis similaires dans les myomères voisins ; les arêtes ne seront donc pas disséminées arbitrairement dans l'épaisseur du muscle somatique, mais disposées régulièrement en série, C'est en effet, ce que l'on constate. Les arêtes sont en général ou peuvent être disposées suivant 3 rangées longitudinales : une supérieure ou dorsale ; une médiane ou latérale que nous avons étudiée ci-dessus, et une inférieure ou ventrale. C'est la rangée supérieure qui se montre le plus fréquemment ; elle s'étend parfois sur toute la longueur du corps, et parfois s'arrête à la naissance de la nageoire caudale. Elle peut manquer totalement, mais quelquefois aussi être la seule présente. Les arêtes qui la constituent sont ordinairement libres, simples ou bifurquées, mais parfois aussi reliées synostotiquement à la base des arcs neuraux. La rangée inférieure est la plus rare ; quand elle existe « elle répète en général exactement la rangée « supérieure, spécialement à la partie caudale de la colonne vertébrale

« et contribue par là à la symétrie des moitiés supérieure et inférieure « du corps ». (Bruch (1862). Il est rare de les rencontrer dans la région abdominale et je crois que cette absence est due à la faible épaisseur que le muscle somatique présente ordinairement dans cette partie de la région hypoaxiale. Enfin les trois rangées se rencontrent simultanément chez quelques poissons et en particulier chez les Clupes ; c'est sur une espèce de cette dernière famille, le Hareng, que j'ai étudié leur disposition.

Chez ce poisson, la majeure partie du muscle somatique est recouverte par le muscle rouge ; aussi est-il avantageux d'enlever celui-ci pour étudier plus facilement les myomères du premier. Commençons par ceux de la partie épiaxiale.

Le cône antérieur est long et effilé ; le postérieur est court et bien moins accusé que le 1er ; la section par un plan horizontal de la face qui qui leur est commune décrit une couche en *f* qui va du sommet externe du 1er au sommet interne du second. Cette face est d'autant plus longue et le myomère d'autant plus couché que celui-ci est plus rapproché de la nageoire caudale. La forme de la section en *f* varie donc pour ainsi dire de myomère à myomère. Or quel que soit le myomère considéré, la surface de son cône antérieur n'est pas parfaitement régulière ; elle présente du côté externe une légère saillie longitudinale, faiblement arquée, qui se dirige d'avant en arrière, de bas en haut et de dehors en dedans. Cette saillie ou crête peut être considérée comme l'intersection de 2 surfaces courbes ; l'une, interne est dirigée et repliée vers le plan de symétrie du corps ; l'autre, externe, inclinée en dehors et en bas est recouverte par le muscle rouge. De ces 2 surfaces, l'interne s'élargit beaucoup en se portant en arrière et constitue la face commune aux 2 cônes de traction du myomère ; l'externe reste étroite ; mais toutes deux éprouvent des modifications que je dois faire connaître. La face interne, tout en s'élargissant, subit une sorte de torsion qui déjette en arrière son bord externe ; elle prend ainsi un peu l'aspect d'une aile d'hélice. A une très faible distance de ce bord externe, il existe un petit sillon qui semble être dans le prolongement de la crête du cône antérieur ; or ce sillon se trouve précisément à l'intersection des 2 faces qui forment en avant la crête de ce cône. Voici par quel mécanisme ces 2 mêmes faces donnent par leur intersection une crête en avant, un sillon en arrière. La face externe, étroite, se porte, ai-je dit, en dehors et en bas ; son bord inférieur reste pendant un court trajet presque parallèle à la ligne latérale, puis il se relève graduellement comme si la face tournait, en se tordant,

autour de la crête comme axe de rotation. Ce bord d'inférieur qu'il était par rapport à la crête du cône antérieur, lui devient peu à peu supérieur et finit même par la surplomber. La face externe ainsi relevée forme alors avec la face interne un angle dièdre dont l'angle est occupé par le sillon dont j'ai parlé ci-dessus. Il existe donc de chaque côté de la crête, et de chaque côté du sillon, 2 plans de fibres à orientation différente ; *or, le long de la crête il existe une arête et cette arête se prolonge dans le sillon jusqu'au voisinage du sommet du cône postérieur.* De plus dans un grand nombre de myomères la courbure de la face commune aux 2 cônes de traction est plus ou moins brusque ; il résulte de là une modificationu dans la direction de certaines fibres et l'on peut constater un léger pli

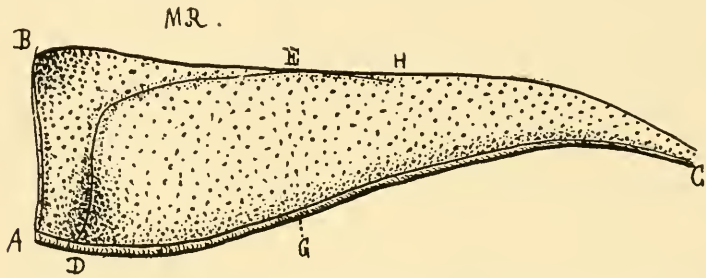


FIG. XVIII. Face antérieure d'un myomère de la région hypoaxiale abdominale. *G*, côte ; *AB*, arête médiane ; *DEH*, arête ; *MR*, emplacement du muscle rouge ; *EH*, extrémité distale de l'arête *DEH* soumise d'une part à l'action des fibres du myomère *ABEC* et de l'autre, à celle des fibres du muscle rouge.

au fond duquel se trouve *une autre arête.* Elle rejoint la 1re à laquelle elle se soude et forme ainsi la plus fine des 2 branches d'une *arête bifurquée.*

Si, des myomères épiaxiaux, nous passons aux myomères hypoaxiaux de la région caudale, les mêmes particularités se retrouvent; aussi existe-t-il, dans cette région, des arêtes exactement disposées comme celles que l'on trouve dans toute l'étendue de la portion épiaxiale du muscle.

Si maintenant nous examinons la partie abdominale de la portion hypoaxiale, voici ce que l'on constate. La face antérieure d'un myomère se présente sous la forme d'une surface triangulaire courbe ABC (figure XVIII) inclinée d'avant en arrière, appuyée par sa base sur la côte AC ou G et supportant supérieurement par son côté BC le muscle rouge placé en MR depuis B jusqu'à H environ. Cette surface courbe ne porte pas de crête apparente, et cependant le septum transversal qui la limite contient, outre l'arête médiane AB, une autre arête, courbe, très fine, qui occupe la position de la ligne DEH de la même figure. La portion distale EH de cette arête est en relation avec 2 systèmes de fibres, l'un appartenant au

myomère ; l'autre au muscle rouge. Le plan de traction du 1er est dirigé d'avant en arrière et de dedans en dehors ; celui du second est parallèle au plan de symétrie du corps. Leur partie commune EH est donc tirée suivant 2 plans divergents et ceci explique, d'après ma théorie, l'existence d'une arête dans cette région. Mais cette arête a une extension beaucoup plus grande que la partie EH soumise, sans contestation possible, à l'action de 2 systèmes de forces divergentes. J'ai essayé d'en découvrir la cause ; je n'ai trouvé que ceci. A la base de l'arête, en D, il existe une dépression plus ou moins nette, que j'ai indiquée sur la figure par un pointillé plus fourni ; dans l'angle B, il existe, non une dépression à proprement parler, mais une courbure en arrière et en bas. Le plan du septum transversal n'a donc pas une surface unie et régulière. Enfin les fibres qui prennent insertion dans l'espace ABED sont plus inclinées d'avant en arrière et de dedans en dehors que ne le sont celles qui s'insèrent dans l'espace DEHC. Il est probable, mais je ne puis l'affirmer, que ces dépressions dans le septum et ces différences dans l'inclinaison des fibres d'un même myomère, sont au nombre des causes qui déterminent la formation de l'arête DEH.

Quoi qu'il en soit, je crois pouvoir donner à mes observations et aux remarques qui les accompagnent le résumé suivant :

Les arêtes se développent en général dans l'épaisseur des septa transversaux partout où la disposition morphologique et surtout l'action physiologique de certaines fibres musculaires détermine dans ces septa l'apparition de plis plus ou moins anguleux formant le lieu géométrique des points d'application de 2 systèmes de forces divergentes.

Chapitre XI

CARTILAGES INTERMUSCULAIRES

En dehors des arcs vertébraux et des arêtes, les contractions musculaires provoquent encore l'apparition de formations spéciales découvertes par Bruch (1862) et désignées par lui sous le nom de *Cartilages intermusculaires.* Ces cartilages n'existent pas chez tous les poissons ; ils sont même exceptionnels et n'ont été observés jusqu'ici que chez les Salmonides et les Clupéides.

Bruch les décrit ainsi chez *Alosa communis* Yarrel. Avec les arêtes de la rangée moyenne « sont en relation des appendices cartilagineux

« des vertèbres, qui s'étendent de la 1re à la 30e vertèbre et atteignent « chez les Clupes un développement tout à fait spécial. Ils sont situés « beaucoup plus superficiellement que les arêtes, immédiatement sous « le tégument externe, deviennent plus forts en arrière et se perdent « à l'extrémité de la série des vertèbres abdominales. Ils consistent chez « les Aloses en 2 branches qui se rencontrent en avant sous un angle « presque droit et s'étendent en haut et en bas de la ligne médiane dans « le ligament intermusculaire. Ce sont des cartilages considérables et « pourvus, au côté interne de la branche, d'appendices en forme de « franges qui rayonnent en arrière dans la paroi de l'étui musculaire « et passent sans interruption à l'état de tissu fibreux. Sur la face interne, « ils ont une gouttière longitudinale médiane dans laquelle se loge l'extré- « mité de l'arête sur laquelle ils paraissent par conséquent embrochés. « L'examen minutieux montre que cependant ils sont séparés des élé- « ments secondaires par un périchondre. »

Parmi les questions intéressantes que soulève la présence de ces cartilages chez les Clupéides, il en est une que Bruch a effleurée : c'est celle de leur homologie. « La forme spéciale, en fourchette chez Clupea, dit-il, « autorise à peine une comparaison avec les côtes des animaux supérieurs, « à laquelle, d'après leur structure primordiale on aurait pu penser. On « doit par conséquent les considérer comme des appendices particuliers « de la vertèbre des poissons. »

Mais Göppert (1895) s'en est occupé plus à fond et sa conclusion est que ces Cartilages intermusculaires sont homologues aux côtes supérieures des Sélaciens. Voici en résumé comment il en est venu à cette opinion. Il part de ce principe, reconnu pour la 1re fois par Joh. Muller (1836), que les côtes sont, comme les arcs vertébraux, des formations primordiales qui, avant de revêtir l'état osseux, passent par l'état cartilagineux ; les arêtes au contraire qui naissent par ossification directe de cordons fibreux sont des formations secondaires.

D'un autre côté, les côtes chez la plupart des poissons, sont toujours situées dans les septa membraneux transversaux à leur bord interne, tout près du péritoine ; mais chez les Sélaciens, ou tout au moins chez les Squales, elles occupent une tout autre position ; elles se trouvent à la face inférieure du septum horizontal qui sépare la moitié dorsale de la moitié ventrale de la musculature latérale. Malgré cette différence de position, certains auteurs n'ont pas hésité à homologuer les côtes des Sélaciens avec celles des autres poissons. Goette (1879) ne fut pas de cet avis ; il

émit l'opinion qu'il existe chez les poissons 2 sortes de côtes : les supérieures, qu'il considère comme les vraies côtes: ce son t celles des Sélaciens ; et les inférieures, ou arcs pleuraux. En est-il vraiment ainsi ? Göppert pense que pour résoudre cette question d'une manière décisive il suffirait de constater, dans un même segment du corps, la présence simultanée des 2 ordres de côtes. Or il existe un poisson du groupe des Crossoptérygiens, le Polyptère, qui paraît répondre à ce desideratum. Pour corroborer ce fait, Göppert a repris l'étude de la question chez un autre poisson du même groupe, *Calamichthys calabaricus* et il a constaté, là encore, dans la partie postérieure abdominale, la présence simultanée des 2 ordres de côtes. L'existence de côtes supérieures, semblables à celles des Sélaciens, se trouve donc confirmée, au moins dans quelques groupes de poissons. Il s'agissait de savoir si on les trouvait également dans les autres groupes et en particulier chez les Téléostéens. Il existe communément chez ces derniers, dans la région où se trouvent les côtes supérieures des Sélaciens, des baguettes osseuses attachées à la face dorsale du septum horizontal, à l'intersection de celui-ci, avec chacun des septa transversaux. Elles occupent donc une position très voisine de celle des côtes de Sélaciens. Mais ces formations osseuses n'ont pas eu de phase cartilagineuse ; elles proviennent de l'ossification directe d'ébauches tendineuses : ce sont donc des arêtes. Ainsi là où, chez les Sélaciens et les Crossoptérygiens, il existe des côtes cartilagineuses, on ne trouve, chez les poissons osseux, que des arêtes.

Il était intéressant de rechercher si, à la place de ces arêtes latérales, ou à côté d'elles, il ne se rencontre pas parfois chez certains poissons osseux des côtes ou des restes de côtes supérieures. C'est ce que fit Göppert. Déjà Goette (**1879**) avait signalé que chez un Plectognathe, *Monacanthus penicilligerus*, les arêtes latérales, qui sont osseuses dans la plus grande partie de leur étendue, contiennent à leur base des cavités remplies par du tissu cartilagineux. Göppert (**1895**) retrouva cette particularité chez une autre espèce de Plectognathe appartenant au même genre, *M. fronticinctus*. Cette participation du tissu cartilagineux à la formation des arêtes osseuses de Monacanthus fut jugée par ces 2 auteurs être une raison suffisante pour les autoriser à considérer ces productions comme les homologues des côtes de Sélaciens. Mais rien d'approchant ne put être observé chez les véritables Téléostéens, si ce n'est la présence chez les Salmonides et les Clupéides des Cartilages particuliers nommés par Bruch (**1862**) : Cartilages intermusculaires.

Ces cartilages diffèrent totalement par la forme dans les 2 familles. Chez les Salmonides, ils se présentent sous l'apparence de petits bâtonnets qui occupent la place des arêtes médianes absentes ; ils sont reliés à la colonne vertébrale par un cordon fibreux. En raison de leur nature, de leur forme et de leurs rapports, Göppert les homologue aux côtes supérieures des Sélaciens. Remarquons en passant que contrairement aux côtes de ces derniers et à celles des Crossoptérygiens, ainsi qu'aux arêtes latérales des Monacanthus, la substance cartilagineuse des Cartilages intermusculaires des Salmonides n'est pas en relation avec la colonne vertébrale. Néanmoins je reconnais que les raisons invoquées jusqu'ici par Göppert pour établir l'homologie entre les organes considérés et les côtes supérieures des Sélaciens et des Crossoptérygiens sont en somme suffisamment justifiées. Mais sur quels arguments va-t-il s'appuyer pour essayer de démontrer qu'il existe également une homologie entre les Cartilages intermusculaires des Clupéides et les côtes supérieures des Sélaciens ? Ces cartilages présentent en effet des caractères spéciaux qui les éloignent des côtes des Sélaciens ; ils en diffèrent par la forme, la direction et les connexions. Malgré cela, voici comment il a essayé de tourner la difficulté.

Les cartilages intermusculaires du Hareng, les seuls que j'aie pu étudier, ne sont pas placés immédiatement sous la peau, comme Bruch l'indique pour l'Alose ; ils sont situés plus profondément et leur situation exacte a été très bien précisée par Göppert. « On sait, dit-il, que chez « les Téléostéens, comme aussi chez les Ganoïdes, dans le voisinage de la « ligne latérale, une couche musculaire s'est séparée de la masse prin- « cipale de la musculature latérale dorsale et ventrale. Ce muscle de la « ligne latérale est subdivisé en une série de segments conformes à « ceux de la musculature fondamentale tout entière. Il est très forte- « ment développé chez les Clupéides. Le Cartilage intermusculaire se « trouve tout à fait *sur la limite médiale du muscle de la ligne latérale*. « L'angle qu'il forme est ouvert latéralement et du côté caudal. Sa pointe « se trouve dans le septum horizontal et envoie dans celui-ci un court « prolongement du côté médial vers la colonne vertébrale. La branche « dorsale de l'angle est considérablement plus longue que la ventrale. « Tout le bord externe de la pièce cartilagineuse est pourvu de saillies « irrégulières. »

On sait que, suivant l'expression de Bruch, le Cartilage intermusculaire est comme embroché par l'arête médiane, dont l'extrémité posté-

rieure est logée dans une gouttière située à la face de ce cartilage qui est tournée en dedans et en arrière. La portion médiane du cartilage intermusculaire des Clupéides, entourant la pointe de l'arête, se trouve donc, dit Göppert « exactement situé comme le reste des côtes supérieures « chez les Salmonides. On ne doit donc pas hésiter à homologuer l'un « avec l'autre les 2 cartilages. »

Je ne rendrais pas un compte exact des raisons qui l'ont amené à cette conclusion si je ne disais qu'en faisant des coupes transversales dans une jeune truite longue de 2 mm. 4 il a trouvé que la baguette cartilagineuse ne restait pas limitée au septum horizontal, qu'un prolongement s'écartait de ce septum et pénétrait dans la partie dorsale du septum transversal, entre la partie épiaxiale du muscle de la ligne latérale et la masse principale de la musculature latérale du tronc. Ce prolongement occupe donc la même position que la branche supérieure du cartilage des Clupéides. S'il disparaît chez l'adulte, c'est qu'il appartient à un organe en état de régression. Il considère que la projection en dehors des 2 longues branches des Cartilages intermusculaires des Clupéides ne peut être alléguée contre le raisonnement qui l'a conduit à homologuer ces 2 organes. « Le développement ultérieur de la branche supérieure « de ce Cartilage, l'adjonction d'une branche ventrale sont sans aucun « doute, dit-il, en rapport avec le fort développement du muscle de la « ligne latérale, au service duquel se tient la pièce cartilagineuse tout « entière. Le Cartilage intermusculaire des Clupéides doit donc être « regardé comme l'extrémité bifurquée d'une côte supérieure autrefois « plus fortement développée. »

Je ne suis pas de l'avis de Göppert ; j'estime qu'en raison des rapports étroits qui existent entre les Cartilages intermusculaires des Clupéides et le Muscle de la ligne latérale, il est impossible de les homologuer aux côtes supérieures des Sélaciens. Je laisse de côté les Cartilages intermusculaires des Salmonides, car, à mon grand regret, je n'ai pu me procurer le matériel dont j'avais besoin pour cette étude.

D'après Grassi (1883), les côtes inférieures des Poissons osseux font leur apparition quelques jours ou même quelques semaines après l'éclosion des jeunes. Elles se développent dans la région abdominale d'avant en arrière, et à la limite péritonéale de la partie hypoaxiale des septa transversaux. Leur manière d'être varie avec les espèces : chez le Brochet et le Saumon elles sont d'abord cartilagineuses ; mais bientôt elles s'entourent, sauf à leur extrémité distale, d'une enveloppe

osseuse. Chez les Cyprinidés, elles apparaissent sous la forme d'un long tractus qui ne contient presque pas de cartilage ; puis celui-ci se développe ; mais il est fréquemment interrompu par de la substance osseuse. Des variantes peuvent se produire suivant les espèces ou suivant la région que l'on considère ; mais la marche générale du phénomène peut se ramener au schéma suivant : les côtes apparaissent d'abord sous la forme de tractus de tissu conjonctif embryonnaire, puis elles se chondrifient en partant de la colonne vertébrale et, s'entourent ensuite d'un ou de plusieurs manchons osseux. Elles sont en relations plus ou moins intimes avec les apophyses transverses ou tronçons basaux sur lesquels elles s'appuient lorsqu'elles ont acquis leur plein développement.

Chez les Sélaciens, le cartilage de la côte et celui du tronçon basal sont d'abord en continuité ; leur séparation se fait plus tard. Lorsque ces 2 organes se sont ossifiés, ils restent unis l'un à l'autre par un court pédoncule formé d'un tissu de nature cartilagineuse ou d'une substance conjonctive ayant plus ou moins conservé le caractère embryonnaire.

En ce qui concerne les Arêtes médianes qui occupent comme on sait, chez les Téléostéens, une situation à peu près analogue à celle des côtes supérieures des Sélaciens, leur développement se fait un peu plus tard que celui des côtes et elles ne passent jamais par la phase cartilagineuse. La matière osseuse se dépose directement dans le tissu fibreux dont elles étaient primitivement formées ; elles sont reliées au corps de la vertèbre par un cordon de nature tendineuse.

Si l'on considère le mode d'action des myomères sur ces 2 sortes de formations osseuses, côtes et arêtes médianes, on voit que la traction des fibres des myomères s'exerce pour ainsi dire directement sur les côtes des Téléostéens : les fibres ont, en effet, une orientation à peu près perpendiculaire, ou en tout cas légèrement oblique, à la direction générale de la côte. Leur effort principal est presque exclusivement concentré sur cette dernière. En tenant compte des connexions qu'elle possède avec la colonne vertébrale on peut donc dire que la côte est tout à la fois le produit de cette colonne et du muscle somatique.

L'arête médiane intermédiaire aux 2 parties épi- et hypoaxiale, ne reçoit d'elles que des tractions obliques, de bas en haut pour la partie épiaxiale, de haut en bas pour la partie hypoaxiale. Ces actions secondaires sont certainement beaucoup plus faibles que l'action principale qui se fait sentir d'une part sur la colonne vertébrale et les arcs neuraux, et d'autre part sur les côtes. Y a-t-il une corrélation entre la nature de

l'organe de soutien et l'intensité de l'action musculaire ? Je ne sais, mais les Cartilages intermusculaires qui reçoivent également l'effort direct et principal du muscle de la ligne latérale ont la même structure histologique que les côtes. On peut objecter que les côtes des Sélaciens, qui ont une situation analogue à celle des arêtes médianes, sont cependant cartilagineuses. C'est vrai, mais chez ces poissons, le tissu osseux ne se montre nulle part, et, de plus, leur musculature latérale, en l'absence de côtes inférieures, se comporte vraisemblablement autrement que celle des Téléostéens. C'est un point que je n'ai pas essayé d'éclaircir, aussi mon observation reste-t-elle dans le domaine des conjectures.

En se basant sur ce qui précède on peut établir les différences qui séparent les côtes inférieures des Téléostéens des Cartilages intermusculaires des Clupéides :

1° Ces cartilages ne procèdent pas de la colonne vertébrale ;

2° Ils en sont séparés par un intervalle relativement considérable ;

3° Leur connexion se fait par l'intermédiaire d'une arête médiane, qui est de nature osseuse ou fibreuse suivant son âge ou la partie qu'on examine, et non plus, comme dans les côtes, par un tissu qui dérive soit de la substance conjonctive embryonnaire, soit de la substance cartilagineuse ;

4° Leurs rapports avec la matière osseuse de l'arête médiane sur laquelle ils s'appuient sont inverses de ceux qu'on observe dans les côtes ; dans celles-ci le cartilage est interne, la substance osseuse externe ; les cartilages intermusculaires entourent extérieurement l'os de l'arête médiane ;

5° La côte est exclusivement le produit de l'activité des fibres de la partie abdominale du muscle somatique ; les Cartilages intermusculaires proviennent exclusivement de l'action des fibres du muscle rouge ou muscle de la ligne latérale.

Si la comparaison se fait plus spécialement entre ces Cartilages et les côtes supérieures des Sélaciens, on peut constater que les différences énoncées ci-dessus sont encore applicables ; cependant ici les rapports des côtes avec le muscle somatique ne sont plus les mêmes que chez les poissons osseux. Elles sont en effet en relation avec les 2 moitiés épi- et hypoaxiale du muscle somatique, et non plus avec cette dernière partie seulement. Or par là encore, elles diffèrent des Cartilages intermusculaires qui n'ont avec le muscle somatique que des rapports indirects, grâce à l'arête médiane qui leur sert de point d'appui.

Je dois reconnaître que Göppert considère les Cartilages intermusculaires comme les restes de Côtes supérieures bifurquées, autrefois plus développées. Je ne m'explique pas qu'un organe qui chez tous les poissons se développe en partant de la colonne vertébrale se manifeste chez les Clupéides exclusivement par sa partie externe ou périphérique qui n'a, et n'a jamais eu au cours de son développement, de relation avec la colonne vertébrale d'où procèdent plus ou moins directement les côtes. Un organe en état de régression doit, ce me semble, conserver jusqu'à sa disparition complète ses connexions avec la partie du corps d'où il se détache et il me paraît tout à fait illogique de supposer que cet organe puisse encore exister dans ses parties secondaires alors que ses parties principales ont définitivement disparu. Voilà pourquoi je ne puis admettre les idées de Göppert. Je considère que les Cartilages intermusculaires sont *des formations spéciales, différentes des côtes dont elles n'ont ni l'origine, ni la forme, ni la position, ni les connexions, ni enfin les mêmes fonctions.*

Fonctions des cartilages intermusculaires

Elles sont exclusivement réservées au fonctionnement du muscle rouge dont les tractions ont déterminé leur formation. C'est le mode de traction des fibres de ce muscle que je vais maintenant examiner.

Le muscle rouge, comme je l'ai dit précédemment, se contracte d'avant en arrière ; ses fibres, moins nombreuses que celles du muscle somatique sous-jacent, inclinent moins fortement en arrière le septum transversal mobile sur lequel elles tirent. Le septum transversal tout entier, c'est-à-dire celui du muscle somatique et celui du muscle de la ligne latérale qui lui fait suite, s'ils ne constituent pas une seule et même membrane, présentent donc 2 plans d'inclinaison formant à leur lieu de rencontre un angle dièdre très obtus. Par un raisonnement identique à celui qui m'a déjà servi précédemment, il serait facile de démontrer que l'angle de ce dièdre est le lieu géométrique des points d'application de toutes les forces qui émanent des fibres du muscle rouge. Or ce muscle est épais dans sa région centrale et mince dans ses 2 parties latérales ; l'intensité des forces est donc variable suivant la région de l'arête du dièdre qu'on examine. Faible vers la périphérie, elle est beaucoup plus grande au centre ; aussi est-ce là que doit se former et se forme l'organe solide de soutien.

Si le muscle rouge était complètement indépendant du muscle somatique, cet organe de soutien, mobile dans les chairs, serait dans l'impos-

sibilité de remplir le rôle qui lui est dévolu, mais relié par sa membrane d'enveloppe au muscle somatique, il est jusqu'à un certain point solidaire de celui-ci. L'arête médiane, née des actions secondaires latérales des 2 parties épi- et hypoaxiale de ce dernier, se prolonge un peu, sous l'influence des actions secondaires des mêmes parties du muscle de la ligne latérale, à l'intérieur de celui-ci. Elle peut fournir ainsi, au centre du Cartilage intermusculaire, un point d'appui solide. Le centre étant ainsi solidement fixé par une simple baguette osseuse, les parties de l'arête du dièdre, qui sont placées à droite et à gauche de ce point central, étant tirées d'avant en arrière par l'action des fibres du muscle rouge, doivent forcément s'incliner en arrière et prendre l'aspect d'un V à ouverture postérieure. Comme l'effort principal du muscle se porte au centre, c'est là que l'organe de soutien aura sa plus grande puissance ; à droite et à gauche, ses branches iront s'atténuant jusqu'à ce que l'intensité des forces ne nécessite plus la présence d'un organe solide. Les extrémités latérales de cet organe restent fibreuses et entre ce tissu fibreux et le tissu cartilagineux central il existe un tissu intermédiaire de nature prochondrique qui termine sur un court espace les branches du V cartilagineux.

En général les branches de ce V ont un développement inégal ; la branche dorsale étant toujours plus développée que la ventrale ; or ceci concorde parfaitement avec l'importance de la partie épiaxiale du muscle rouge qui est plus épaisse et beaucoup plus riche en fibres que la partie hypoaxiale.

Les faits s'accordent donc bien avec la théorie ; aussi n'ai-je aucune hésitation à reconnaître dans ces formations spéciales *les produits exclusifs de l'action des fibres du muscle rouge* à qui *elles fournissent des points d'appui solides lors de leurs contractions.*

Un point que j'aurais voulu éclaircir, mais pour lequel je n'ai pas trouvé de solution satisfaisante, c'est celui de leur nature cartilagineuse. Comment se fait-il que le septum horizontal produise dans sa région externe du tissu cartilagineux tandis que dans sa région interne il ne donne naissance qu'à des formations osseuses d'origine tendineuse ? La seule hypothèse plausible que j'ai trouvée, c'est que cette région externe est une dépendance de l'enveloppe conjonctive propre du muscle rouge ; que cette enveloppe dérive du tissu squelettogène de la colonne vertébrale. Mais par quelle voie ? Je ne sais. L'étude du développement du muscle rouge pourrait seule peut-être donner la solution de la question.

Chapitre XII

RÉPERCUSSION DU MODE DE CONTRACTION DES MUSCLES LATÉRAUX SUR LA MORPHOLOGIE DU CORPS

J'ai déjà eu l'occasion de m'occuper des récentes publications de Fr. Houssay (1912) sur la Forme, la Puissance et la Stabilité des poissons ; j'y suis tout naturellement ramené en cherchant à déterminer la part d'influence que le jeu des muscles latéraux exerce, d'après moi, sur la forme générale du corps.

Cet auteur attribue à la résistance de l'eau ou plutôt à son mouvement tourbillonnaire, un rôle considérable non seulement sur la forme générale du corps, mais aussi sur sa subdivision en segments métamériques, sur l'étirement des nageoires, leur décomposition en rayons et la décomposition de ceux-ci en articles, la disposition en feuillets branchiaux des tissus fixés sur l'arc branchial, etc.

Je laisserai de côté la plupart de ces différenciations qui ne rentrent pas dans le cadre de mon sujet et je m'attacherai exclusivement à l'examen des actions du milieu sur le modelage du corps et sur les modifications qu'il imprime au muscle latéral.

Pour expliquer l'action de l'eau sur la morphologie du corps, Houssay fait intervenir une hypothèse et un fait : il suppose que le corps possède une *plasticité* convenable et il attribue à la *pression* de l'eau la *force* qui sert à le modeler. Sous l'impulsion des mouvements ondulatoires du corps, le poisson se déplace ; il refoule devant lui l'eau qui lui fait obstacle et l'eau refoulée à l'avant court le long du corps pour combler le vide produit à l'arrière. Ce mouvement de l'eau est de nature tourbillonnaire, comme il a pu le mettre en évidence au moyen de fils différemment nuancés qu'il avait attachés au corps des poissons en expérience. Et il conclut « que le poisson est modelé de telle sorte que, par les courbures de son « corps et par la disposition de ses nageoires, l'eau fuit sur lui dans la « forme tourbillonnaire. »

« Le poisson qui file raide est comme une vis fixe autour de laquelle « l'eau s'enroule comme un écrou, ou plutôt comme 2 écrous de pas « inverses, l'un droit, l'autre gauche, dont les molécules s'entrepénètrent « pour gagner l'arrière. Ce sont les tourbillons liquides qui ont modelé la

« vis solide *mais plastique* et leurs 2 dissymétries inverses lui ont fait une « symétrie parfaite. »

Le principe qui sert de base à sa théorie sur la Morphologie dynamique est la *Réversibilité entre l'action et la réaction.* Voyons comment il l'applique. A la suite de la publication d'une note de C. Weyher (1905) comparant le corps du Brochet à une *Veine inversée* liquide, Fr. Houssay reprit l'étude de ce phénomène qui constitue l'un des points fondamentaux de sa théorie.

« Si, dans un réservoir rempli d'eau on pratique un orifice rectangu- « laire ou elliptique, à grand axe horizontal par exemple, un jet liquide « s'échappe dont la forme générale est parabolique. Mais ce jet ne se « présente pas avec l'aspect d'une lame uniforme. Un premier segment « affectant dans son ensemble l'allure d'une lame horizontale, un second « segment sera vertical, un troisième redeviendra horizontal. »

La cause de l'inversion est, pour lui, un cas particulier de la transformation des phénomènes tourbillonnaires en phénomènes rythmiques. Au-dessus de l'orifice par lequel s'écoule le liquide se produit, dans le réservoir, un tourbillon. L'eau aborde l'orifice animée de cette sorte de mouvement ; un frottement se produit sur les bords de l'ouverture et retarde les *filets externes* du jet ; l'inversion est le résultat de l'obstacle sur le tourbillon. Puis renversant les conditions de l'expérience, il prend un obturateur solide de même forme que l'orifice du réservoir, et le traîne dans le liquide. Il se produit derrière lui un vide que l'eau, refoulée à l'avant, doit tendre à combler. « L'eau, animée d'un mouvement tourbillonnaire gagne l'arrière en frottant sur les bords de l'obturateur par « *l'intérieur* de la surface qu'elle dessine. Il doit, semble-t-il par analogie, « se produire une *enveloppe de veine inversée.* »

« Or le corps du poisson, placé derrière sa tête qui joue le rôle de « notre obturateur se trouve dans la région tourbillonnaire postérieure « à l'obstacle, il est dans une enveloppe de veine inversée ; il doit prendre « la forme de celle-ci. »

De son côté Clerget (1908) ayant immergé dans un rapide courant d'eau un morceau de glace ovoïde, la glace fondit en prenant l'aspect d'une carène présentant son gros bout au courant.

L'action tourbillonnaire de l'eau est donc capable d'exercer 2 effets sur un corps plastique : à savoir une inversion et un fuselage postérieur.

Une forme de carène très favorable, surtout aux grandes vitesses, est celle que l'on peut construire en prenant un cône de révolution, en

surmontant sa base d'une calotte sphérique et en raccordant les deux surfaces d'une façon continue, ce qui revient à faire une sorte d'ovoïde très allongé. De tous les plans qu'on peut mener perpendiculairement au grand axe de cet ovoïde, il en est un plus grand que tous les autres, qui coïncide avec la surface d'union de la calotte sphérique et de la base du cône : on le connaît sous le nom de *maître-couple.* Ce maître-couple ici est un cercle dont la projection sur le plan vertical médian est une ligne droite. Mais chez les Poissons dont la région antérieure a été déformée par le mouvement tourbillonnaire de l'eau, le maître-couple n'est plus un cercle, mais une surface bien plus compliquée par suite du refoulement en arrière des parties dorsale et ventrale et du refoulement en avant des parties latérales. L'intersection de cette surface avec la paroi du corps, au lieu d'être une circonférence, est une courbe gauche qui, sur le plan médian, se projette suivant un< à sommet dirigé en avant et toujours situé dans le prolongement de la ligne latérale.

La forme du maître-couple est la conséquence de l'inversion générale du corps. Ce maître-couple représente la place de la pression maxima sur le corps et par le refoulement en arrière de son contour dorsal et de son contour ventral, il traduit en quelque chose la direction des plus fortes pressions. Notons maintenant que les myotomes aussi manifestent un semblable refoulement dorsal et ventral. C'est la disposition même qu'en anatomie descriptive on connaît comme *chevronnement des myotomes.*

J'ai déjà reproduit ailleurs ce paragraphe et quelques autres qui l'accompagnent(voir page 494) mais que cette fois-ci je passerai sous silence. J'ai d'ailleurs donné, ce me semble, dans ce qui précède, une quantité suffisante d'extraits pour permettre au lecteur de connaître les principaux arguments sur lesquels s'appuie l'auteur pour expliquer la forme des Poissons.

Ce qui frappe avant tout, à la lecture de son ouvrage, c'est l'importance considérable qu'il attribue à l'action de l'eau. Non seulement c'est au mouvement tourbillonnaire par lequel s'exprime la résistance de l'eau, mouvement qui est lui-même susceptible de se transformer en oscillations, en inversions rythmiques et en vibrations, que serait due la forme poisson, mais encore l'inversion générale du corps, le découpage des nageoires, la métamérie, la formation des rayons sur les nageoires et la subdivision des rayons en articles, la constitution des feuillets branchiaux, la formation des fibres musculaires, la structure de chaque fibre.

Sans méconnaître l'influence que la pression de l'eau exerce sur la

forme générale du corps, je ne crois pas qu'elle s'étende aussi profondément ni aussi activement que le suppose HOUSSAY. Sa première manifestation produit l'inversion du corps ; celle-ci est nettement accusée chez certains poissons ; mais chez d'autres, et en particulier chez les Téléostéens, elle n'apparaît aucunement ; les parties symétriques du corps sont disposées de chaque côté d'un seul et même plan vertical. HOUSSAY donne comme explication à cette absence d'inversion que celle-ci est masquée par des modifications ultérieures, notamment par la compression qui s'y superpose. Mais la compression résulte des mouvements tourbillonnaires de l'eau au même titre que l'inversion. Pourquoi ces mouvements auraient-ils secondairement une action plus forte que celle qu'ils avaient primitivement, ou tout au moins différente ? Et pourquoi cette action ne s'exercerait-elle que latéralement et jamais dorso-ventralement de manière à augmenter l'aplatissement primitif de la tête ? Si l'on admet que des forces secondaires aient assez de puissance pour modifier la forme de la tête et transformer en plan vertical son plan primitivement horizontal, et par conséquent la forme et la disposition de l'obturateur qu'elle constitue, il faut aussi admettre que les mouvements tourbillonnaires principaux, toujours aussi puissants, devraient également agir sur le corps, beaucoup plus plastique que la tête, et l'aplatir dorso-ventralement pour lui faire épouser la forme de la nouvelle enveloppe inversée. Cette disposition ne se rencontre chez aucun poisson.

D'un autre côté, l'auteur dit que l'Inversion générale du corps retentit sur la disposition des myotomes, d'une façon encore plus nette que sur la métamérie. Et voici comment il explique cette action. La forme du maître-couple est la conséquence de cette inversion et le maître-couple représente la place de la pression maxima sur le corps. Par le refoulement en arrière de son contour dorsal et de son contour ventral, il traduit en quelque chose la direction des plus fortes pressions.

Les pressions sur le contour du maître-couple sont donc inégales : il en est de plus fortes, il en est de plus faibles. Mais pourquoi en est-il ainsi ? C'est ce qu'oublie de dire FR. HOUSSAY et cependant en raison de ses conséquences, ce fait a une certaine importance.

Donc grâce à ces pressions plus fortes, le contour dorsal et le contour ventral du maître-couple sont refoulés plus ou moins loin en arrière, tandis que la partie médiane, latérale, fait saillie en avant comme si un contre-courant ou plutôt une contre-pression la repoussait dans cette direction.

Les myomères ou, comme les appelle HOUSSAY, les myotomes qui lui font ordinairement suite, se comportent comme lui ; leur partie dorsale et leur partie ventrale sont aussi refoulées en arrière et leur ensemble affecte la disposition connue comme *chevronnement des myotomes*. C'est la forme simple qu'ils affectent chez les êtres peu rapides et par suite peu résistants tels que les embryons, les têtards de Batraciens. Mais chez les poissons, en raison de la vitesse plus rapide et des pressions plus fortes, un changement s'opère.

Ici, l'auteur donne des explications qui manquent de clarté ; je les reproduis cependant me réservant de leur donner l'interprétation que je crois convenable.

« Remarquons d'abord que les myotomes sont maintenus par les « lames de mésenchyme qui se sont intercalées entre eux. Ce sont : « 1° des lames transversales, *myocomes*, refoulées par la pression nor- « malement à leur surface et qui cèdent ; 2° deux lignes longitudinales, « l'une dorsale, l'autre ventrale, que la pression fait travailler par trac- « tion dans le sens de leur longueur et qui ne cèdent pas ou cèdent peu. « Il en résulte que les myotomes refoulés vers le dos et vers le ventre, « mais maintenus par leurs extrémités dorsale et ventrale, prennent néces- « sairement la forme B (fig. 99) », c'est-à-dire la forme en ≥ ou en zigzag.

Si j'ai bien compris ce qu'a voulu dire l'auteur, les *myocomes*, de nature mésenchymateuse, cédant à la pression qui s'exerce normalement à leur surface sont d'une manière générale, refoulés en arrière ; mais dans leur région dorsale et dans leur région ventrale, ils subissent, suivant 2 lignes longitudinales, des pressions plus fortes qui, refoulant vers le dos et vers le ventre les parties correspondantes des myotomes fixés à la colonne vertébrale par leurs extrémités, obligent ceux-ci à prendre une disposition en zigzag de la forme ≥ .

Remarquons que cette disposition en zigzag est purement superficielle et représente seulement l'aspect qu'offre le bord terminal d'un *myocome*, ou ce qu'on appelle encore son Inscription tendineuse. L'explication qui précède pourrait avoir un fonds de vérité si le *myocome* répondait dans toute son étendue, à la disposition de son Inscription tendineuse. Mais il n'en est pas ainsi ; et sans vouloir indiquer toutes les particularités qui sont en opposition avec la simple théorie de la pression de l'eau sur la conformation des myomères, je me contenterai de faire remarquer que sur une coupe profonde, faite dans le muscle latéral parallèlement à sa surface, les sections des *myocomes* n'ont plus la forme en zigzag simple de

leurs Inscriptions tendineuses, mais celle d'un zigzag plus compliqué qui peut être ainsi représenté. De plus les angles profonds de ce dernier zigzag dépassent, *en avant*, l'insertion du *myocome*, comme si une force opposée à la pression antéro-postérieure de la surface les refoulait *d'arrière en avant*.

Il intervient donc dans le modelage des myomères, et par conséquent du muscle latéral, autre chose que la seule pression extérieure de l'eau : c'est dans le mode de contraction de ce muscle que je vois l'une des causes du modelage du corps.

Je laisse naturellement de côté la forme de la tête qui se trouve en dehors de l'action directe des muscles latéraux et je m'attache exclusivement au reste du corps qui comprend le tronc et la queue.

Le tronc se compose de 2 parties : une dorsale, à peu près exclusivement musculaire et une ventrale, mixte, composée d'une cavité considérable revêtue extérieurement d'une mince couche musculaire.

Si cette cavité, qui est venue pour ainsi dire s'intercaler entre les parties hypoaxiales antérieures des 2 muscles latéraux symétriques, avait pu trouver place ailleurs, sous la tête par exemple, la région qu'elle occupe serait exclusivement formée par les fibres musculaires qui la recouvrent, et qui n'auraient aucune raison d'être disposées autrement que ne le sont celles de la partie épiaxiale correspondante. L'amincissement et l'extension du muscle latéral dans sa région abdominale sont donc une conséquence de la présence en ce lieu de la cavité générale. Il existe par conséquent entre cette cavité et la couche musculaire qui la limite plus que des rapports de contiguité : c'est ce que je vais commencer par examiner.

La cavité abdominale est, peut-on dire, le principal facteur de la forme du tronc. Elle contient un certain nombre d'organes dont le développement, l'état de vacuité ou de réplétion, influent sur sa capacité et consécutivement sur sa forme propre. Celle-ci est donc essentiellement variable. Elle augmente principalement lorsque les glandes génitales mûres ont pris un large développement ; elle s'accroît ou diminue dans de moindres proportions lorsque l'estomac et l'intestin sont pleins ou vides. Ses parois possèdent donc une certaine élasticité dont l'ampleur est réglée par le jeu des fibres musculaires hypoaxiales du muscle somatique. C'est en effet au jeu de ces fibres musculaires que sont dues les côtes qui forment un cadre rigide aux parois de la cavité abdominale. Mais tout rigide qu'il est, ce cadre n'est pas immuable : les côtes peuvent se mouvoir d'avant

en arrière et s'écarter ou se rapprocher du plan de symétrie, et ces mouvements sont principalement dus aux actions des fibres musculaires. Poussées de dedans en dehors par la pression des viscères abdominaux, les côtes tendent-elles à s'écarter trop brusquement ou avec exagération de leur position normale, les fibres musculaires s'y opposent en augmentant leur tonicité ; c'est au contraire en la diminuant graduellement qu'elles ramènent progressivement, et non brusquement, les côtes dans leur 1re position lorsqu'après expulsion d'une partie du contenu des viscères, il y a disproportion entre le volume de ceux-ci et la capacité de la cavité qui les renferme. Les fibres musculaires de la région hypoaxiale abdominale contribuent donc à maintenir la forme du tronc dans des limites assez étroites ; quoique secondaire, leur rôle méritait cependant d'être mis en évidence.

Tout autre est celui des fibres de la région épiaxiale du tronc et de celles de la région caudale tout entière. Dans ces régions le muscle somatique agit de 2 façons pour imprimer au corps sa forme propre. En premier lieu considérons la partie épiaxiale de ce muscle, qui s'étend de la tête à la nageoire caudale. Comme je l'ai montré précédemment, cette partie épiaxiale ne peut être comparée à un muscle ordinaire dont les fibres s'étendent sans interruption entre ses 2 insertions. Ici le muscle est subdivisé en un nombre plus ou moins grand de segments ou myomères ; chacun de ceux-ci se comporte comme un véritable muscle et agit pour ainsi dire indépendamment de ceux qui le suivent ; ses fibres, qui ne sont que des portions des fibres du muscle somatique entier, ont à vaincre comme résistance le poids des myomères suivants augmenté du poids de la masse d'eau qu'ils déplacent. Or il est évident que cette résistance diminue d'autant plus qu'on s'éloigne davantage de la tête, et comme le développement d'un muscle est en raison directe de l'effort qu'il doit accomplir, le volume des myomères ira en diminuant de la tête vers la nageoire caudale. Cette constatation est surtout facile à faire dans la queue, où, seuls, en dehors des parties squelettiques, les muscles somatiques interviennent dans la structure du corps. Là, aussi bien du côté ventral que du côté dorsal, la partie antérieure de la queue, qui fait suite au tronc, est beaucoup plus épaisse et plus haute que l'extrémité qui porte la nageoire caudale, de telle sorte que, même en l'absence de la cavité abdominale, le corps tout entier irait en s'amincissant et en s'abaissant graduellement de la tête vers la nageoire caudale. Il aurait toujours la forme d'un demi-fuseau plus ou moins allongé, plus ou

moins aplati et plus ou moins haut suivant la répartition des fibres dans les différents myomères.

Le mode de contraction des myomères contribue également à modeler le corps. Si les myomères conservaient leur forme primitive, c'est-à-dire celle d'une tranche parallélipipédique perpendiculaire au plan de symétrie de l'animal, celui-ci aurait comme nous allons le voir une hauteur et un volume supérieurs à ceux d'un poisson actuel de même longueur et de même poids. La résistance qu'il aurait à vaincre serait plus considérable. Il serait donc dans de moins bonnes conditions pour se déplacer rapidement.

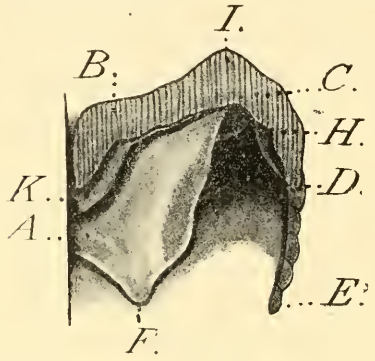


Fig. XIX. Myomère épiaxial vu par sa face antérieure.
A, point où le myomère s'attache à la colonne vertébrale ;
B, cône antérieur de traction ;
C, partie superficielle du myomère, la seule visible sans dissection ;
D, limite externe du myomère.
DE, peau.
H, entrée de la cavité du cône postérieur dont le sommet non visible est situé sous l'angle externe postérieur I de l'Inscription tendineuse.
K, lambeau incomplètement indépendant du myomère.

Mais en contractant ses fibres profondes d'arrière en avant, et ses superficielles d'avant en arrière, chaque myomère prend, comme le montre la figure XIX, une disposition en paravent, composée, pour chaque demi-myomère, de 3 feuillets AB, BC, CD. La hauteur primitive de ce demi-myomère qui était égale à AB + BC + CD, se trouve donc ramenée à la distance de A à D. De plus en transformant en cône leur surface d'insertion primitivement plane, les fibres se rapprochent les unes des autres, et comme elles sont à peu près parallèles au plan de symétrie, le myomère s'amincit. Ainsi donc le mode de contraction des myomères a pour résultat de diminuer leur hauteur et leur épaisseur, ou d'une manière plus générale, la hauteur et l'épaisseur du poisson. Sa surface tégumentaire plus petite offre donc moins de prise aux frottements et, comme son corps déplace en outre une plus faible masse d'eau, la résistance qu'il rencontre est moindre. Il est par conséquent, mieux conditionné que le 1er pour se déplacer rapidement.

En résumé, *les diverses parties du muscle somatique contribuent, de concert avec la cavité abdominale, à donner au corps du poisson la forme typique qu'il présente : celle d'un ovale plus ou moins allongé et aplati, ou encore d'un demi-fuseau.*

Là s'arrêterait l'étude de l'action des muscles latéraux sur la forme du corps si je ne devais répondre par avance à une objection qui pourrait m'être faite.

J'ai montré ci-dessus que la puissance des myomères décroît de la tête vers la queue. L'explication ne soulèverait sans doute pas d'objection si toutes leurs fibres se contractaient dans le même sens, d'arrière en avant. Mais un certain nombre d'entre elles se contractent en sens contraire, d'avant en arrière ; quelles modifications en résulte-t-il pour le développement des myomères ? Le jeu de ces fibres va nous renseigner.

Lorsque les fibres superficielles du *dernier* myomère se contractent d'avant en arrière, elles tirent sur le septum transversal qui les précède immédiatement, afin d'amener, dans le même sens, par son intermédiaire, la tête, le tronc et le reste de la queue. Mais cet ensemble formant une masse lourde peu mobile, c'est la nageoire caudale qui, par un mouvement réactionnel, sera portée en avant, et cela d'autant plus facilement qu'elle est déjà sollicitée dans le même sens, par la traction des fibres profondes du même myomère.

Les mêmes faits se reproduiront quand les fibres superficielles de l'*avant dernier* myomère entreront en action ; mais cette fois, ce n'est plus seulement la nageoire caudale et la masse d'eau déplacée par elle qui leur opposera une résistance, ce sera aussi le poids du dernier myomère et de la masse d'eau qu'il déplacera à son tour. L'effort que ces fibres auront à fournir sera donc un peu plus considérable que celui des fibres superficielles du dernier myomère, d'où découle pour l'avant-dernier myomère la nécessité d'acquérir un accroissement de puissance. En remontant de plus en plus vers la tête, chaque myomère considéré doit vaincre une résistance supérieure à celle du précédent, d'où la conclusion que plus un myomère est voisin de la tête, plus ses fibres superficielles doivent avoir de puissance. Et comme cette puissance se traduit par une augmentation du nombre des fibres, on voit que l'importance des fibres superficielles va en augmentant de la queue vers la tête, ou, ce qui revient au même, qu'elle va en diminuant de la tête vers la queue, *exactement comme celle des fibres profondes*. J'avais donc raison de dire que, d'une manière générale, *le développement des myomères va en décroissant de la tête vers la nageoire caudale.*

CONCLUSIONS

La conformation morphologique des muscles latéraux chez les Téléostéens et l'examen analytique du mode de contraction de leurs fibres nous ont montré que ces muscles possèdent un certain nombre de particularités dont voici le résumé.

1° La courbure alternative du corps, à droite et à gauche de son plan de symétrie, ne peut se faire, du moins sans modification profonde du type poisson : *a*) avec des muscles ordinaires dont les fibres s'étendraient sans interruption de la tête à la nageoire caudale ; *b*) avec des muscles intervertébraux indépendants les uns des autres; ni *c*) avec des muscles intervertébraux solidaires formant par leur réunion une sorte de muscle unique digité.

2° Ce mode de flexion du corps ne peut être réalisé que par des muscles particuliers dont les principaux caractères sont :

a) D'être subdivisés en segments métamériques (Myomères) agissant chacun sur une vertèbre par l'intermédiaire d'une cloison membraneuse (Septum transversal ou Myocome) ;

b) D'être en outre partagés en 2 moitiés longitudinales, l'une dorsale ou épiaxiale, l'autre ventrale ou hypoaxiale, séparées l'une de l'autre par une cloison membraneuse horizontale (Septum horizontal).

3° Chaque myomère présente une disposition irrégulièrement plissée qui porte 4 saillies coniques plus ou moins développées, dont, 2, dirigées en avant, sont situées profondément de chaque côté du septum horizontal, et dont les 2 autres, tournées en arrière, sont superficielles et voisines des carènes dorsale et ventrale ;

4° Cette disposition plissée se manifeste extérieurement, à la surface du corps dépouillé de son tégument, sous la forme de lignes en zigzag (Inscriptions tendineuses) qui ne sont que le contour apparent ou plutôt la section transversale superficielle des septa transversaux, mais qui ne reproduisent ni leur conformation véritable ni celle des myomères correspondants qu'elles limitent ;

5° Chaque septum transversal est, dans son ensemble, incliné d'avant en arrière et de dedans en dehors ; cette inclinaison n'est due ni à la traction de la queue lorsqu'elle se courbe du côté opposé au septum considéré, ni « au raccordement ou plissement des solides » du Dr Amans, ni à la pression tourbillonnaire de l'eau en arrière du maître-couple de Houssay.

6° Elle est le résultat du mode spécial de fonctionnement des myomères. Dans chacun de ceux-ci, *les fibres profondes se contractent* d'arrière en avant *en donnant naissance aux cônes antérieurs profonds et médians ; les fibres superficielles, au contraire, se contractent* d'avant en arrière, *en donnant naissance aux cônes postérieurs, superficiels et voisins des carènes,* de sorte que chaque myomère se trouve *subdivisé en 4 segments fonctionnels,* deux profonds et médians, les deux autres superficiels et carénaux.

7° Ce mode de fonctionnement a pour effet de diminuer la hauteur et l'épaisseur du muscle latéral, et d'une manière plus générale celles du corps.

8° Les 2 segments fonctionnels profonds de chaque myomère sont contigus ; ils tirent d'arrière en avant sur le septum transversal mobile en faisant converger la partie médiane de son bord externe vers la ligne latérale, déterminant ainsi la formation de l'angle antérieur de l'Inscription tendineuse ; les 2 segments fonctionnels superficiels tirent le même septum transversal d'avant en arrière près de ses limites dorsale et ventrale ; ils déterminent ainsi la formation des 2 angles superficiels postérieurs de l'Inscription tendineuse. La forme en zigzag de cette Inscription est donc le résultat des tractions opposées dont le septum transversal est l'objet de la part de fibres insérées sur ses 2 faces ;

9° Les lieux géométriques des points d'application des forces nées de la contraction des fibres des myomères se trouvent, en général, situées vers le plan de symétrie du corps ;

10° Les lieux géométriques des points d'application des forces nées de la contraction des fibres profondes des myomères épiaxiaux et hypoaxiaux caudaux se trouvent principalement sur les corps et les arcs vertébraux ; la transformation de ceux-ci en cartilages, puis en os est le résultat des tractions dont ils sont le siège ;

11° Les lieux géométriques des points d'application des forces nées de la contraction des fibres superficielles des myomères indiquées ci-dessus se trouvent principalement sur les parties supérieures des arcs vertébraux et sur les apophyses épineuses. Les tractions répétées dont ces organes sont l'objet les transforment en cartilages et en os, en même temps qu'elles leur impriment l'inclinaison d'avant en arrière qui constitue un de leurs caractères ;

12° Les côtes résultent de l'action de la plupart des fibres des myomères hypoaxiaux abdominaux sur la base interne des septa transversaux,

base qui forme le lieu géométrique des points d'application des forces nées de la contraction de ces fibres ;

13° Le muscle rouge ou muscle de la ligne latérale pourrait avoir pour fonction principale de maintenir la queue courbée lorsque le poisson, pendant une filée, veut changer de direction ;

14° Ce muscle, entouré d'une membrane conjonctive propre paraît conserver une certaine indépendance vis-à-vis du muscle somatique et se contracter, comme les fibres superficielles de ce dernier, d'avant en arrière ;

15° Les arêtes médianes se forment à l'intersection d'un septum transversal avec le septum horizontal, sous l'action concordante des fibres des 2 moitiés d'un myomère, mais avec prédominance de l'action des fibres de la partie épiaxiale ;

16° Les autres arêtes se forment en général dans l'épaisseur des septa transversaux partout où la disposition morphologique et surtout l'action physiologique de certaines fibres musculaires détermine, dans ces septa, l'apparition de plis plus ou moins anguleux formant le lieu géométrique des points d'application de 2 systèmes de forces divergentes ;

17° Les Cartilages intermusculaires des Clupéides sont des formations spéciales différentes des côtes dont elles n'ont ni l'origine, ni la forme, ni la position, ni les connexions, ni enfin les mêmes fonctions ;

18° Ces Cartilages sont les produits exclusifs de l'action des fibres du muscle rouge, auxquelles ils fournissent des points d'appui solides lors de leurs contractions. Ils ont la forme d'un ⊳ à branches plus ou moins écartées et tournées en arrière. Ces branches servent à l'insertion de l'extrémité antérieure des fibres profondes du muscle rouge et n'ont guère avec le muscle latéral sous-jacent, que des rapports de contiguité.

19° La forme typique du poisson résulte évidemment de l'intervention de plusieurs facteurs, parmi lesquels on doit citer en première ligne la présence de la cavité abdominale. Si la pression tourbillonnaire de l'eau exerce son influence sur la distribution des nageoires et même sur le modelage du corps, elle possède, à ce dernier point de vue, une action moins efficace que les muscles latéraux. Ceux-ci, par leur mode de contraction, se subdivisent en myomères dont le développement inégal va en diminuant de la tête vers la queue, contribuant ainsi à donner au corps la forme en fuseau qui le caractérise.

AUTEURS CITÉS

1888. Amans (Dr P.). Comparaison des organes de la locomotion aquatique. (*Annales des Sciences naturelles*, 7e série, t. VI.)

1906. — Du rôle des formes animales dans les progrès de la navigation aérienne et aquatique. (*Bull. scientif. Fr. et Belg.* t. XL.)

1878. Balfour (F. M.). A Monograph on the Development of Elasmobranch Fishes. London.

1798. Barthez (T. J.). Nouvelle méchanique des mouvements des animaux. Carcassonne.

1685. Borelli (J. A.). De motu animalium pars prima. Lugduni Batavorum.

1862. Bruch (C.). Vergleichend-osteologische Mittheilungen. III. Über eigenthümliche Anhänge der Fischwirbel. (*Zeitschr. für wissen. Zoologie* Bd. XI, Heft 2.)

1908. Clerget (*Journal l'Auto*) d'après Fr. Houssay (1912).

1896. Gadow (H.) and miss Abbot. On the Evolution of the Vertebral Column of Fishes. (*Philosoph. Transact.* V. 186 .)

1874. Gegenbaur (C.). Manuel d'Anatomie comparée, traduct. franç. de Carl Vogt sur l'édition allem. de 1870.

1879. Goette (A.). Beiträge z. vergleich. Morphol. d. Skeletsystems d. Wirbelthiere. 5. Die Teleostier. (*Arch. f. mikroskop. Anat.* Bd. XVI.)

1895. Göppert (E.). Untersuch. z. Morphologie d. Fischrippen. (*Morphol. Jahrbuch.* Bd. XXIII.)

1883. Grassi (B.). Lo sviluppo della colonna vertebrale ne' pesci ossei. (*Atti della R. Accademia dei Lincei*) Roma.

1900 Houssay (Fr.). La Forme et la Vie. Paris.

1905 — Les formes animales et le mouvement. (*Université de Paris.*)

1908 — Note préliminaire sur la forme des Poissons. (*Arch. zool. exp.*, 4e sér. t. VIII.) Notes et Revue p. xv à xxxi.

1912. — Forme, Puissance et Stabilité des Poissons. Paris.

1893. Landois (L.). Traité de Physiologie humaine etc., traduit sur la 7e éd. allem. par Moquin-Tandon. Paris.

1852. Leydig (F.). Rochen und Haie. Leipzig.

1829. Meckel (J. F.). Traité général d'Anatomie comparée. Trad. fr. des Drs Riester et Sanson, sur l'édition allem. de 1824. Paris.

1836. Müller (Joh.). Vergleich. Anatomie d. Myxinoïden. I. Osteologie u. Myologie. Berlin.

1875. Pettigrew (J. B.). Die Ortsbewegung der Thiere. (*Internat. Biblioth.* X). Leipzig.

1874 Ranvier (L.). Archives de Physiologie.

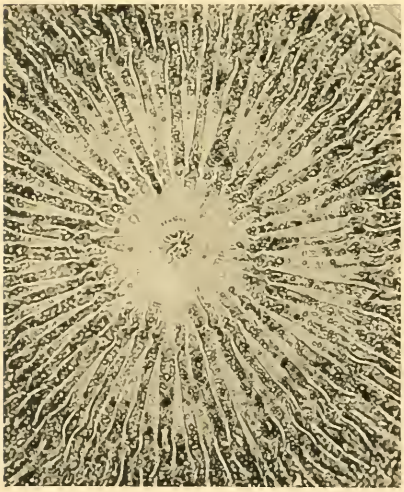
1880. Sabatier. Comparaison des Ceintures et des Membres.

1882. Strasser (H.). Ortsbewegung der Fische. Stuttgart.

1905. Weyher (C.). (*Revue générale des Sciences*), p. 46-47.

1

2



3

F. Guitel, phot.

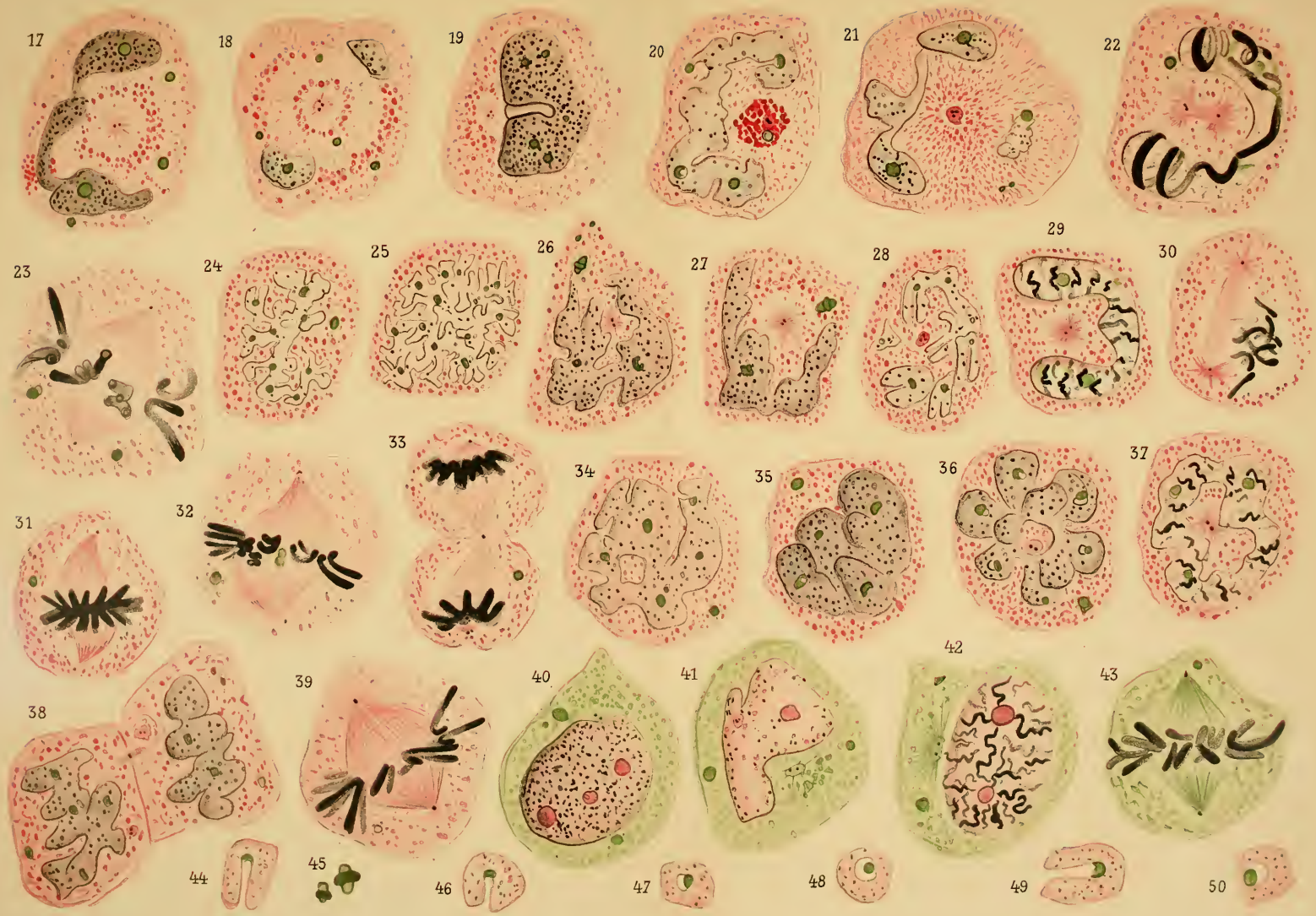
Imp. Berthaud, Paris

KURTUS GULLIVERI

Ch Champy del

Lith Anst v E A Funke, Leipzig.

TOPOGRAPHIE ET VARIATIONS SAISONNIÈRES
DU TESTICULE DES BATRACIENS



Ch. Champy del.

Lith. Anst. v. E. A. Funke Leipzig

CELLULES MÈRES INDIFFÉRENTES
(BOMBINATOR - HYLA - BUFO - ALYTES)

51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
63
64
65
66
67
68
69
70
71
72
73
74
75
76
77
78

79
80
81
82
83
84
85
86
87
88
89
90
91
92
93
94
95
96
Chr
97
98
99
100
101
102
103
104
105
106
107
108
109
110

Ch. Champy del.

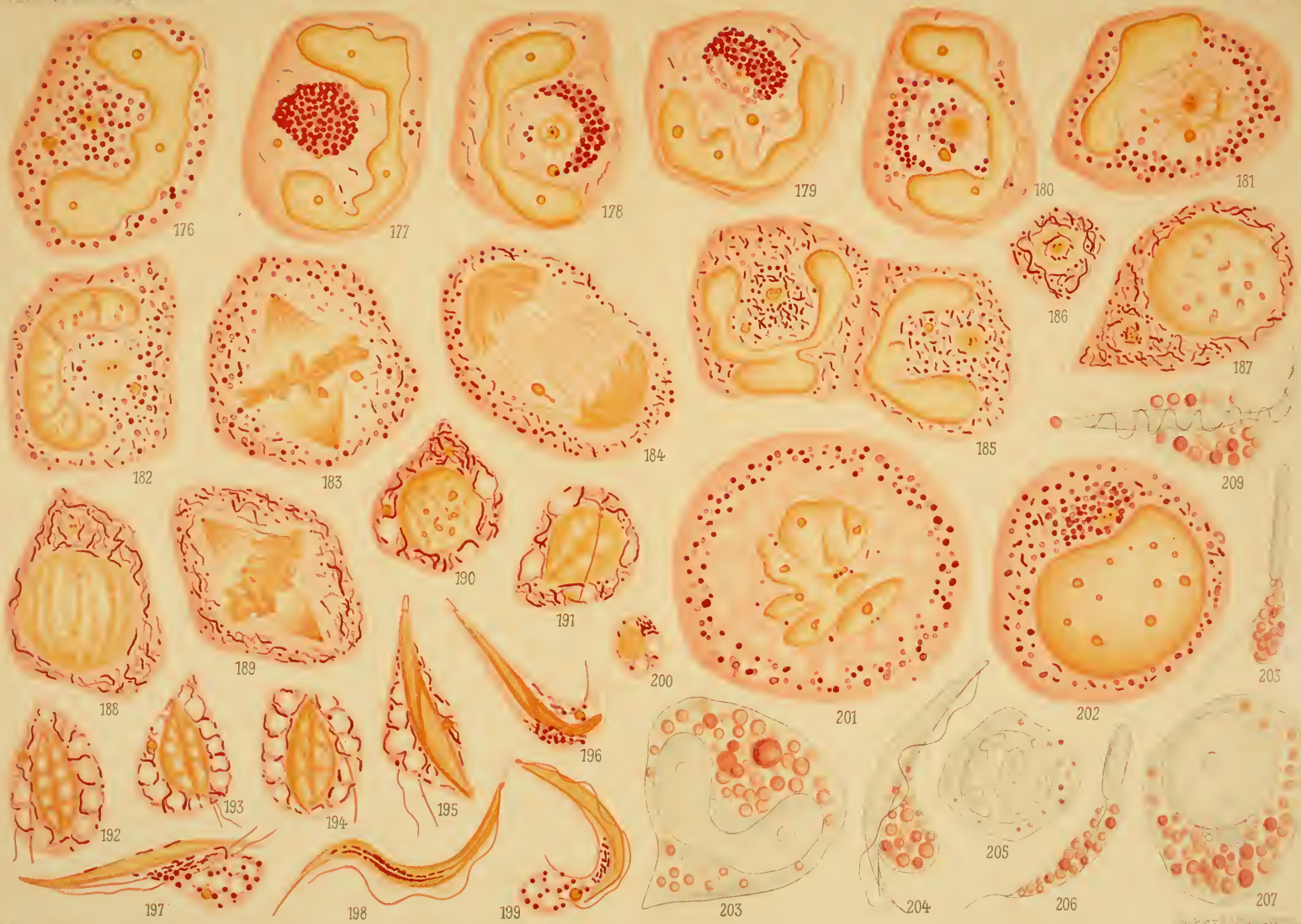
Lith. Anst. v. E. A. Funke Leipzig

SPERMATOCYTES CHEZ LA SALAMANDRE, LES TRITONS
LES CRAPAUDS, LA REINETTE

Ch. Champr. del.

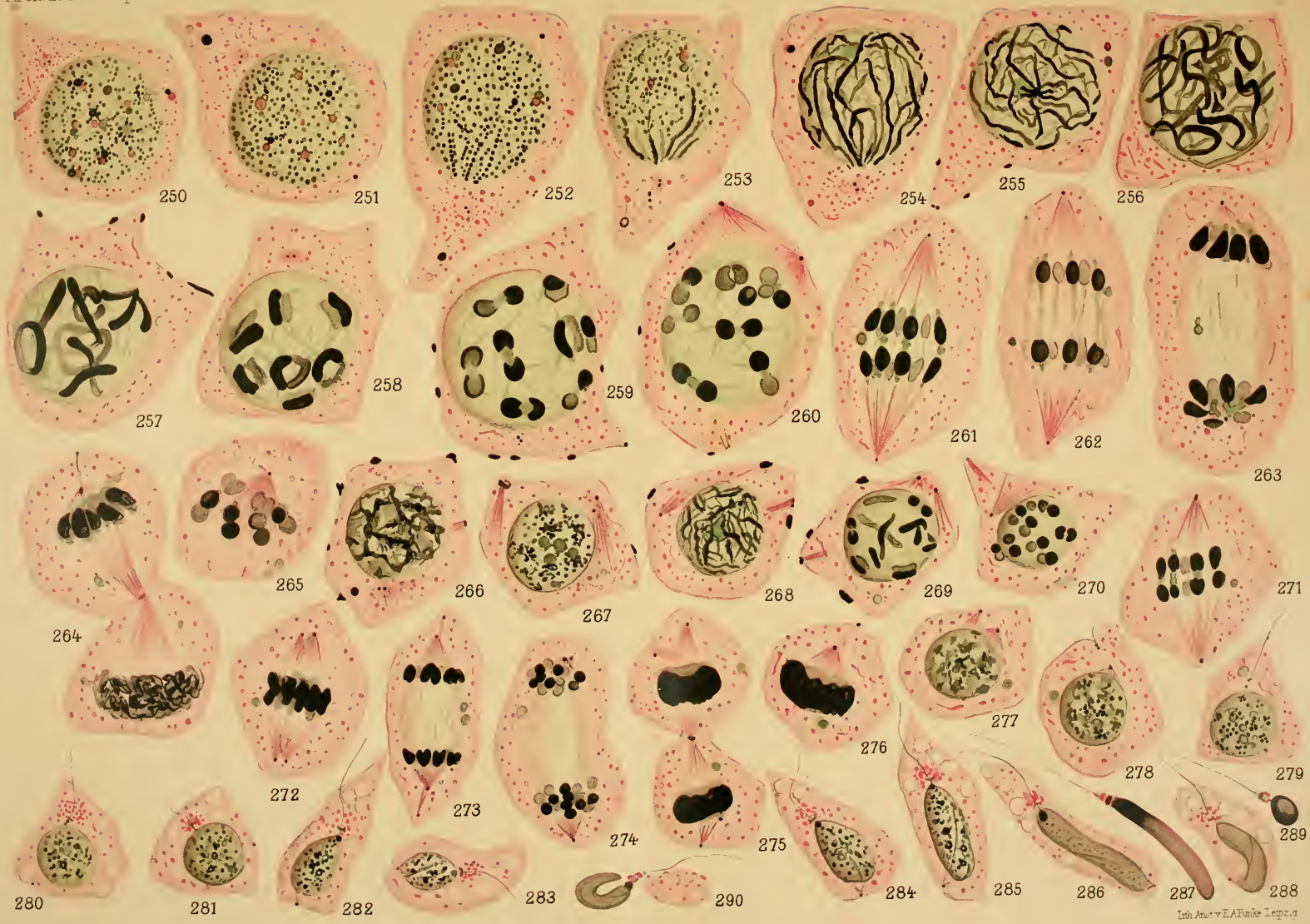
Lith. Anst. v. E. A. Funke Leip.

SPERMATOGÉNÉSE CHEZ LE BOMBINATOR

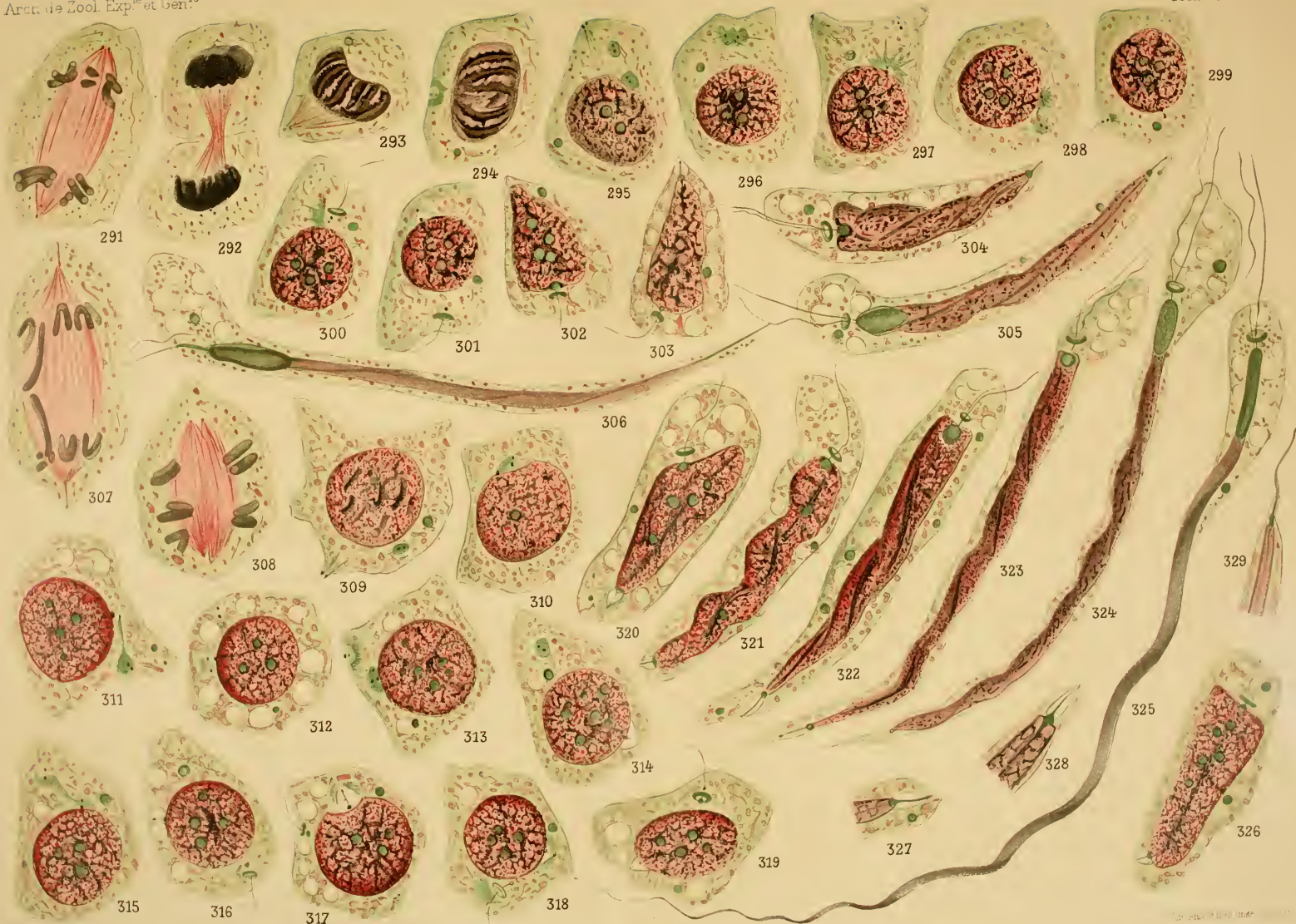


MITOCHONDRIES DANS LES ÉLÉMENTS SEMINAUX
ET BOULES COLORABLES AU ROUGE NEUTRE

211
210
212
213
214
215
216
217
218
219
221
222
223
224
225
226
227
228
229
230
231
232
233
234
235
236
237
238
239
240
241
242
243
244
245
246
247
249

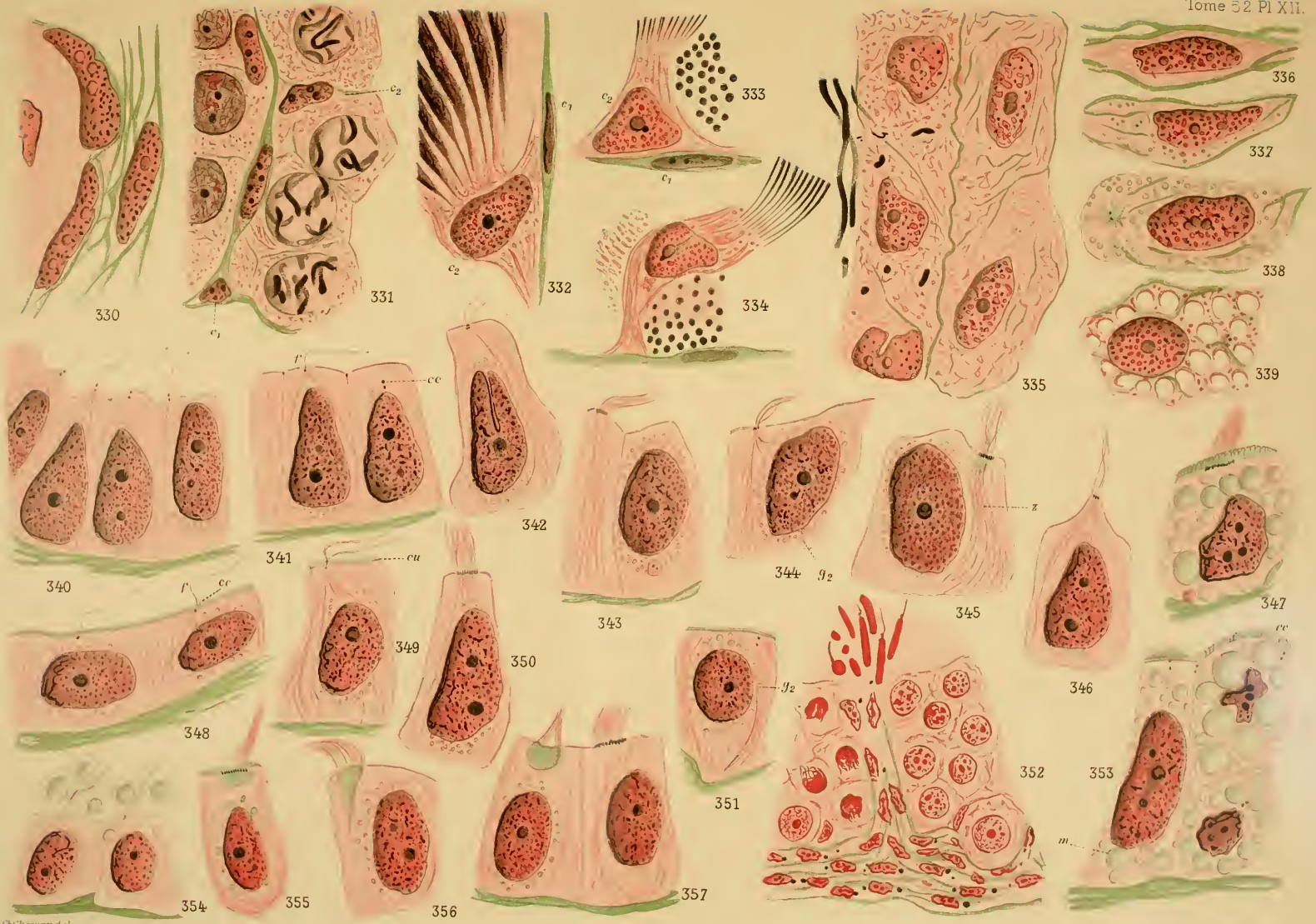


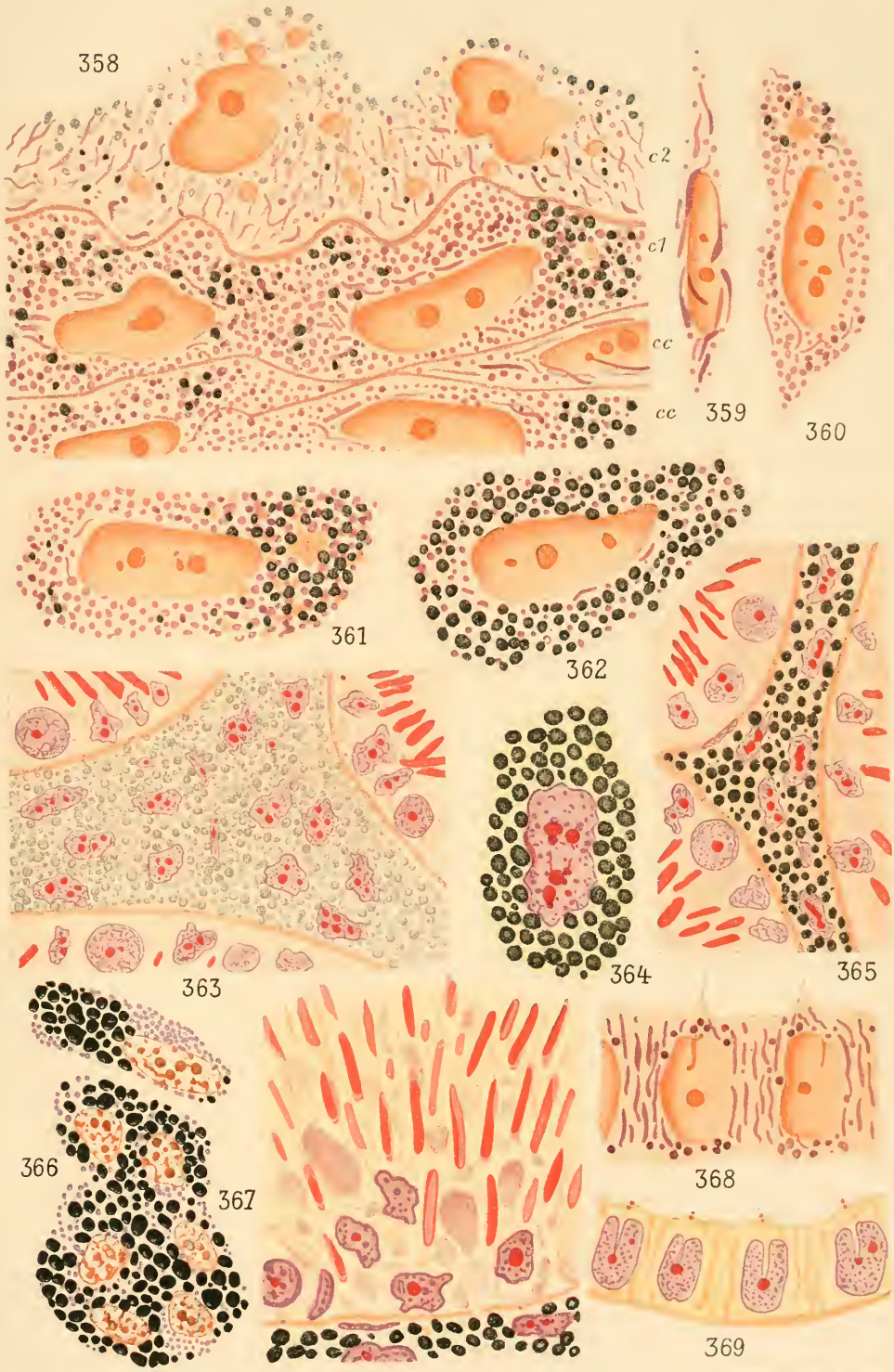
SPERMATOGÉNÉSE CHEZ LA GRENOUILLE VERTE



Ch. Champ. del.

SPERMIOGÉNÈSE DE LA SALAMANDRE ET DU

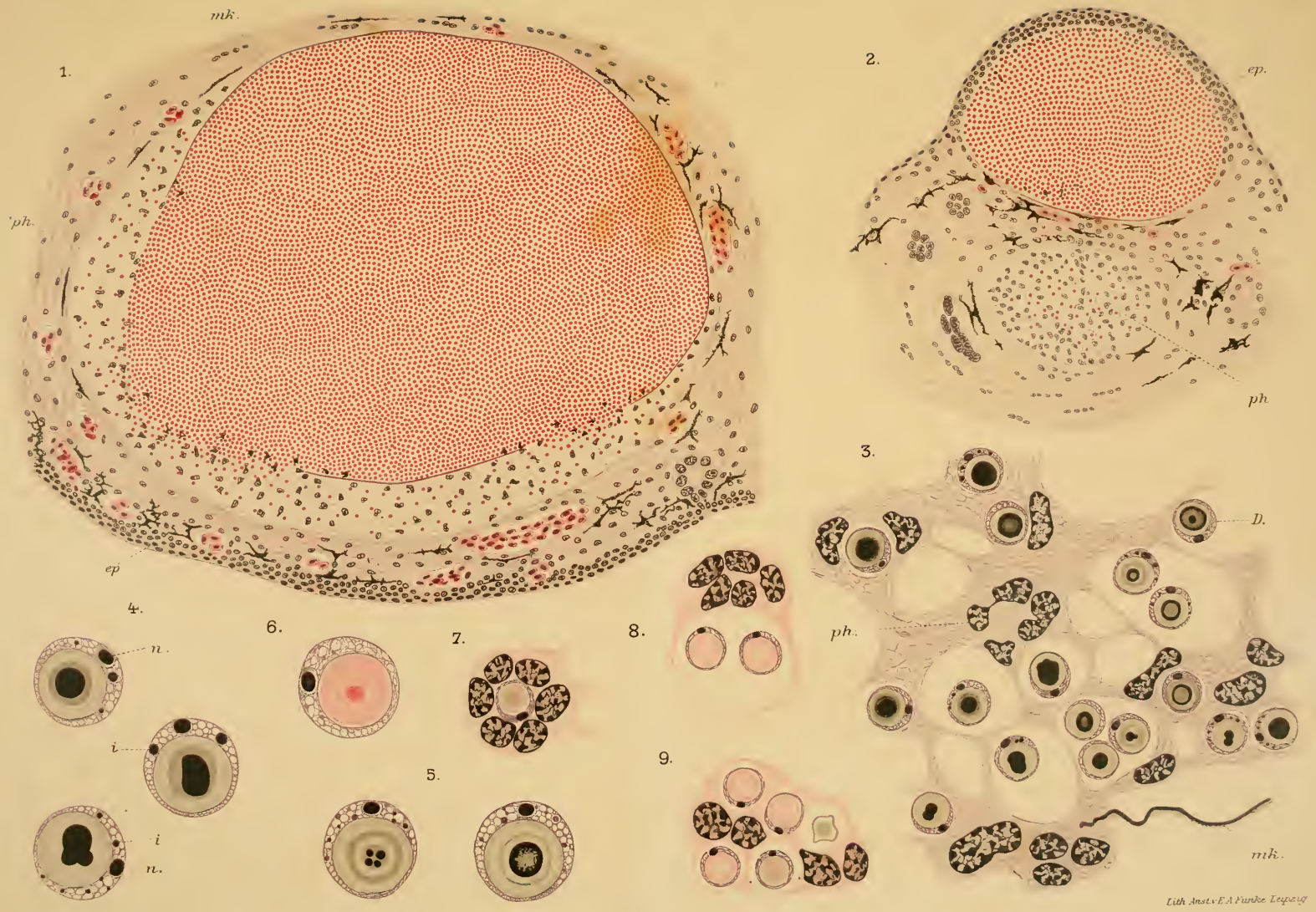

330
331
332
333
334
335
336
337
338
339
340
341
342
343
344
345
346
347
348
349
350
351
352
353
354
355
356
357
c_1
c_2
f
cc
cu
z
g_2
m
Ch. Champv del.



Ch. Champy del.

ÉLÉMENTS [illegible] DU TESTICULE

Imp. [illegible]



Ch. Perez del.

DERMOCYSTIDIUM PUSULA

Lith Anst. v. E. A. Funke Leipzig

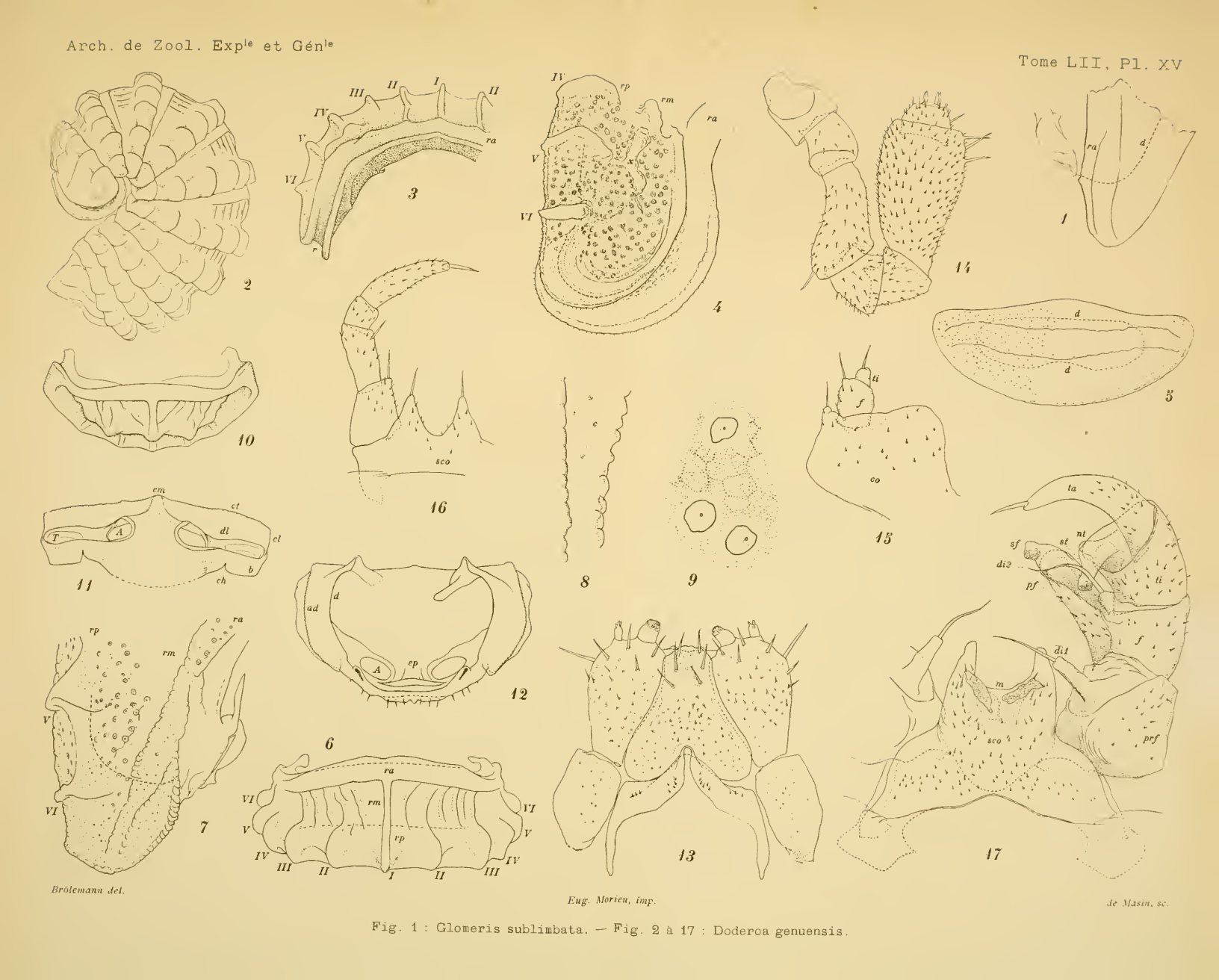


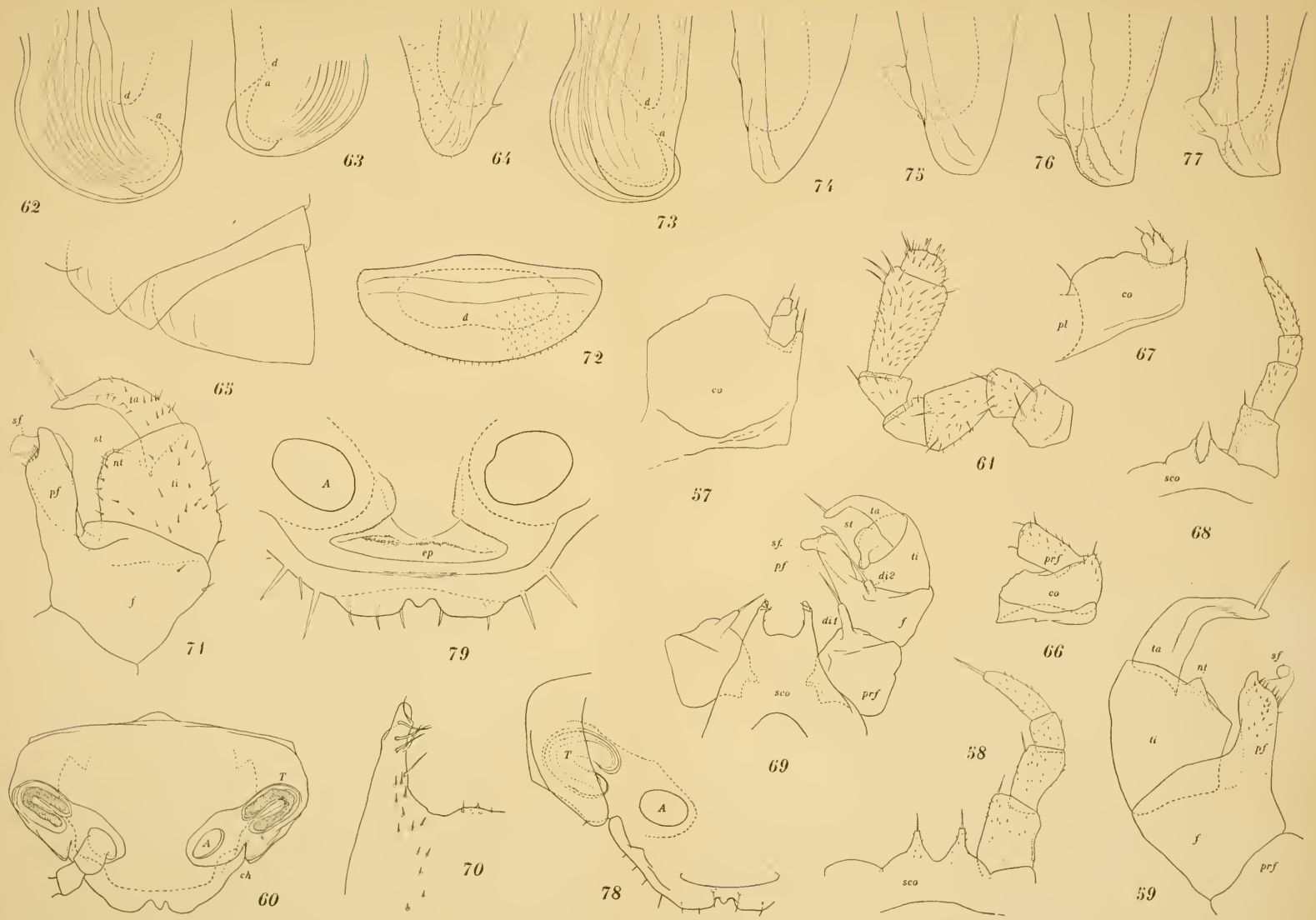
Fig. 1 : Glomeris sublimbata. — Fig. 2 à 17 : Doderoa genuensis.

Brölemann del. Eug. Morieu, imp. de Masin, sc

Fig. 18 à 35 : Spelaeoglomeris Doderoi.

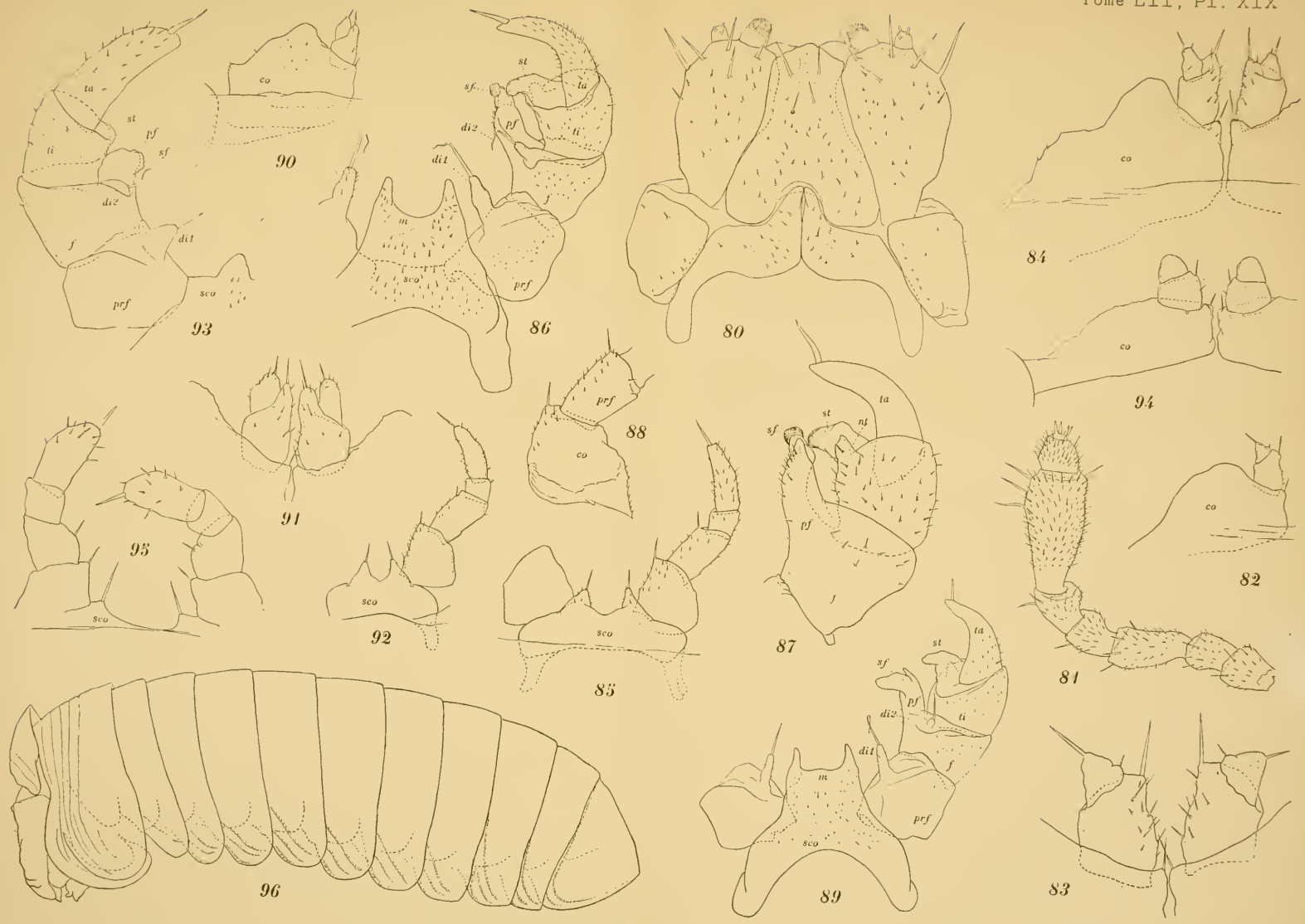
Brolemann del. Eug. Morieu, imp. de Masin, sc.

Fig. 36 à 47 : Spelaeoglomeris Doderoi. — Fig. 48 à 51 : S. Jeanneli. — Fig. 52 à 56 : S. alpina.



Brölemann del. Eug. Morieu, imp. de Masin, sc.

Fig. 57 à 59 : Spelaeoglomeris alpina. -- Fig. 60 à 71 : S. hispanica. — Fig. 72 à 79 : Stygioglomeris Duboscqui



Brölemann del. Eug. Morieu, imp. de Masin, sc.

Fig. 80 à 88 : Stygioglomeris Duboscqui. — Fig. 89 à 95 : S. provincialis. — Fig. 96 : S. crinita.

F. Guitel phot.

Phototypie Berthaud, Paris

COTTUS GOBIO

MBL/WHOI LIBRARY
WH 17QW T